ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 80

5

МАЙ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1995

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера **Ю. Л. Меницкий**

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *О.М. Бобылева* и *Н.И. Журавлева*

Изготовление оригинал-макета в Компьютерном издательском центре «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел.: (812) 213-35-59

Компьютерная верстка Г. М. Анискиной

ЛР № 020297 от 27.11.91. Сдано в набор 10.02.95. Подписано к печати 12.07.95.
Формат 70 x 100 1/16.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9.40.
Уч.-изд. л. 10.90. Тираж 810. Тип. зак. 527. С 1154.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 581.48 : 582.635

Т. И. Кравцова

СТРОЕНИЕ ПЕРИКАРПИЯ И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ В СЕМЕЙСТВЕ *CECROPIACEAE* (*URTICALES*)

T. I. KRAVTSOVA. PERICARP AND SEED COAT STRUCTURE IN THE *CECROPIACEAE* (*URTICALES*)

Анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры изучено с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов у 14 видов из 4 родов — *Cecropia, Coussapoa, Poikilospermum* и *Pourouma*. Полученные материалы сравниваются с имеющимися данными по родственным семействам *Moraceae* и *Urticaceae*. Рассматриваемая группа оказалась разнородной, род *Poikilospermum* по признакам как перикарпия, так и семенной кожуры отличается от других изученных родов и сходен с представителями трибы *Urticeae* (*Urticaceae*), особенно из родов *Urera* и *Dendrocnide*; неотропические роды цекропиевых имеют признаки, общие с признаками *Moraceae*. Таким образом, полученные результаты соответствуют выводам сравнительно-анатомического исследования древесины и листа (Bonsen, ter Welle, 1983).

По-видимому, наличие у неблизкородственных групп (*Urticaceae* и *Cecropiaceae* s. str.) базальных или суббазальных ортотропных семязачатков и редукция в гинецее 2-го плодолистика являются результатом параллельной эволюции с общей тенденцией от макроспермии к микроспермии.

Сем. *Cecropiaceae*, описанное C. Berg в 1978 г., объединяющее 6 тропических родов (*Cecropia, Coussapoa, Pourouma* — неотропические; *Musanga, Myrianthus* — африканские; *Poikilospermum* — азиатско-австралийский) и около 200 видов, является промежуточным между *Moraceae* и *Urticaceae;* оно обладает признаками как первого семейства (отсутствие уртикоидных (согнутых в бутоне и резко выпрямляющихся) тычинок, наличие млечников), так и второго (ортотропные базальные или суббазальные семязачатки). Критерии семейства не являются абсолютными, а имеют исключения, которые Berg перечислил в более ранней работе 1973 г. Так, например, в роде *Pourouma* встречается латеральное прикрепление семязачатков; тычинки у некоторых видов рода *Poikilospermum* сходны с тычинками *Urticaceae* (Corner, 1962; Berg, 1989) и т. п.

Предыдущие авторы включали эту группу в качестве подсемейств *Conocephaleae* и *Pouroumeae* или *Conocephaloideae* либо в *Moraceae* (Trécul, 1847; Engler, 1889), либо в *Urticaceae* (Corner, 1962). В первой классификации сем. *Urticaceae*, созданной C. Gaudichaud (1830, по: Friis, 1989), эти роды были включены в него как подгруппа *Cecropieae*. Впоследствии монограф семейства H. A. Weddell (1856—1857, 1869) исключил их из *Urticaceae*, оставив в своей окончательной классификации (Weddell, 1869) лишь род *Poikilospermum*. Chew Wee-Lek (1963) по признакам строения семязачатка и типу плацентации поместил в *Urticaceae* 4 рода с мелкими плодами (*Cecropia, Coussapoa, Musanga, Poikilospermum*), а 2 рода с крупными плодами оставил в *Moraceae*. C. Humphries и S. Blackmore (1989) считают, что сем. *Cecropiaceae* парафилетично, однако все 6 родов более тесно связаны с *Urti-caceae*, нежели с *Moraceae*.

Создание сем. *Cecropiaceae* (Berg, 1978) не решило всех проблем, связанных с определением границ между *Moraceae* и *Urticaceae*. K. Bonsen и B. ter Well (1983, 1984) на основе сравнительно-анатомического исследования древесины и листа

пришли к выводу, что сем. *Cecropiaceae* разнородно, род *Poikilospermum* должен быть помещен в *Urticaceae*, где он близок к родам *Nothocnide, Urera* и *Dendrocnide*. Другие 5 родов образуют однородную группу с рядом признаков, общих с признаками *Moraceae*, которая должна быть помещена в это семейство. Berg (1989) тем не менее предположил, что сходство по анатомии древесины *Poikilospermum* и вышеуказанных родов крапивных может быть обусловлено сходством их жизненных форм (те и другие — лианы). Ранее к выводу об отличии рода *Poikilospermum* от других родов цекропиевых пришел также O. Renner (1907) на основе изучения анатомического строения листа. В связи с этим Berg с соавт. (1990) отмечают, что род *Poikilospermum* действительно имеет больше признаков крапивных (в том числе типичные для *Urticaceae* удлиненные цистолиты), чем другие 5 родов. В работе 1989 г. Berg указывает, что разграничение *Cecropiaceae* и *Urticaceae* является в настоящее время единственной проблемой на уровне семейств в порядке *Urticales. Остается неясным, принадлежит ли род Poikilospermum* к *Cecropiaceae* в качестве отдельного подсемейства или его надо рассматривать как производный от *Urticaceae*.

Цель настоящей работы — изучить у представителей сем. *Cecropiaceae* строение перикарпия и семенной кожуры, неисследованное прежде, сравнить полученные результаты с имеющимися данными по семействам *Moraceae*, *Urticaceae* и использовать полученные материалы для уточнения вопросов систематики в этой группе.

Материал и методика

Изучено 14 видов из 4 родов мелкосемянных (по: Berg et al., 1990) — *Cecropia* Loefling (6 видов), *Coussapoa* Aublet (5), *Poikilospermum* Zipp. ex Miquei (2 вида из обоих подродов *Poikilospermum* и *Ligulistigma* Chew) — и 1 крупносемянного — *Pourouma* Aublet (1 вид, 2 подвида). Африканские роды *Musanga* R. Brown и *Myrianthus* Pal. Beauv. не исследованы. Материалом служили зрелые плоды, полученные из Гербария БИН (LE).

Список исследованных образцов

Cecropia. *C. distachya* Huber (плоды не совсем зрелые): Brasil, State of Amazonas, Municipality Sao Paulo de Olivenca, 26 X—11 XII 1936, B. A. Krukoff, N 8921; *C. membranacea* Trécul (плоды не совсем зрелые): Colombia, Dept. de Lantander, Prope Billete Blanco, 4 V 1926, G. Woronow et S. Juzepczuk, N 4655; *C. obtusifolia* Bertol.: Nicaragua, Choutales, 1866—1867, Dr. Lecmann, N 150; *C. pachystachya* Trécul: Brasil, Estado, de Santa Catarina, Laguna, 22 I 1983, J. P. P. Carauta, N 4444; *C. peltata* L.: British Guiana, Kanuku Mountaines, 31 III—16 IV 1938, A. C. Smith, N 3426; *C. schreberiana* Miq.: Puerto Rico, 20 km on Palmer to Florida, 25 V 1964, R. J. Wagner, N 566.

Coussapoa. *C. angustifolia* Aublet: Guyane francaise, Coll. Milinon, 1863; *C. asperifolia* Trécul: Brasil, State of Amazonas, Municipality Humayata, near Livramento, 12 X—6 XI 1934, B. A. Krukoff, N 6662; *C. latifolia* Aublet: Guana gallica, Poiteau; *C. microcarpa* Trécul subsp. *cornifolia* (Standley) Akkermans et Berg: Brasil, State of Amazonas, Municipality Sao Paulo de Olivenca near Palmares, 11 IX—21 X 1936, B. A. Krukoff, B 8539; *C. ovalifolia* Trécul: Brasil, Terr. of Acre, the mouth of Rio Macauhan, 26 VIII 1933, B. A. Krukoff, N 5657.

Pourouma. *P. bicolor* Martius subsp. *bicolor*: New Granada, Karsten; *P. bicolor* subsp. *digitata* (Trécul) C. C. Berg et van Heusden: British Guiana, Kanuku Mountains, Moku-moku Creek, alt. 150—400 m, 31 III—16 IV 1938, A. C. Smith, N 3564.

Poikilospermum. *P. amboinense* Zipp. (subgen. *Poikilospermum*): New Guinea, Sogere, H. 1750 ft, 1885—1886, H. O. Forbes, N 685; *P. microstachys* (Barg. Petr.) Merr. (subgen. *Ligulistigma*): Flora Malesiana, Brunei, N 5369, Badus, 24 III 1959, E. J. H. Corner.

Изученные для сравнения плоды представителей крапивных и тутовых были получены из гербариев БИН (LE), Ботанического сада в Кью (K), Государственного гербария в Лейдене (L).

Приведены фотографии морфологии семенной кожуры (СЭМ) следующих образцов: *Dendrocnide carriana* Chew: Indonesia, Isl. Bali, Mt. Batukau complex, 24 VI 1958, Kostermans et al., N KK + SS 129 (K); *Laportea bulbifera* (Sieb. et Zucc.) Wedd.: Sikkim, 11 X 1884, C. B. Clarcke, N 36554 (LE); *Urera*

sandwicensis Wedd.: Hawaiian Islands, Kauai, on Kaholuamanoa, 2—9 IX 1895, A. A. Heller, N 2605 (LE); *U. kameroonensis* Wedd.: Afrique centrale, Republique du Zaire, Haut-Zaire, 7 II 1973, S. Lisowski, N 16982 (K); *Urtica rupestris* Guss.: Sicilia, Cava del'Amico, prope Avola Vecchia, 16 IV 1856, E. et A. Huet du Pavillon (LE).

Поперечные срезы плодов делали в их средней части с помощью замораживающего микротома. Плоды предварительно размачивали в размягчающей жидкости спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1). Для рода *Poikilospermum* также были изготовлены постоянные препараты по обычной методике микротомных парафиновых срезов. Препараты окрашивали генциан-виолетом, суданом IV, реакцию на одревеснение осуществляли флороглюцином и соляной кислотой. Поверхность плода и семени была изучена с применением сканирующего электронного микроскопа JSM-35C.

Результаты

Морфология плода

Анатомическое изучение перикарпия показало, что плоды в изученных родах разного типа: у *Cecropia* и *Coussapoa* они мелкие, ореховидные, со слизесодержащим экзокарпием: у *Pourouma*, плод которой относят к псевдокостянкам, перикарпий сухой, слизесодержащий экзокарпий развит слабее, чем у предыдущих родов; плоды у *Poikilospermum* костянковидные, со слизесодержащим мезокарпием. Плоды у мелкосемянных родов (табл. I) имеют сходные размеры: у *Cecropia* (табл. I, *1—4*) и *Coussapoa* (табл. I, *5—7*) — 1.6—3.4 мм дл. и 1—2 мм шир.; у *Poikilospermum* (табл. I, *8, 9*), согласно работе Chew Wee-Lek (1963), — 1—5 мм дл. и 0.5—2.5 мм шир. Плоды уплощенные, у *Coussapoa* слегка ограненные, у некоторых видов *Cecropia* (*C. distachya, C. obtusifolia*) они почти плоско-выпуклые, с хорошо заметными или неясными (*Coussapoa*) ребрами, в очертании яйцевидные, обратнояйцевидные, овальные, эллипсоидальные, у *Cecropia* и *Poikilospermum* иногда продолговатые, у *Cecropia* часто асимметричные. Поверхность плода у изученных родов различна: у *Cecropia* бугорчатая и мелкобугорчатая, бугорки до 0.1—0.2 мм дл., тупые или островатые (табл. I, *1, 2*), редко поверхность почти ровная, шероховатая, с очень мелкими бугорками (*C. obtusifolia,* табл. I, *3, 4*); у *Coussapoa* ямчатая и сглаженно-ямчатая (табл. I, *5—7*), ямки от округлых до продолговатых и бобовидных, 0.08—0.25 мм дл., иногда почти бесскульптурная, при этом плоды более или менее гладкие (*C. asperifolia*) или с мелкими морщинками (*C. angustifolia,* табл. I, *7*); у *Poikilospermum* бугорчатая. Цвет плода варьирует от коричневого до темно-коричневого, красновато-темно-коричневого и черноватого (редко плод бывает черным). Плоды блестящие или со слабым блеском. Рубчик овальный, ланцетный и округлый, иногда ямчатый или выступающий, 0.25—1.2 мм дл. и 0.1—0.6 мм шир., беловатый или желтоватый. Особенностью плодов *Coussapoa asperifolia* является черная корковидная наружная часть околоплодника, которая легко растрескивается и отделяется от твердой внутренней части.

Плоды у всех родов заключены (частично или полностью) в сохраняющийся околоцветник, более или менее мясистый. В крупных (до 1.5 см дл.) яйцевидных и эллипсоидальных плодах *Pourouma bicolor* перикарпий с мелкобугорчатой поверхностью (табл. I, *10*), мясистый околоцветник (270—320 мкм толщ.) образован многими уплощенными слоями толстостенной паренхимы, во внутренней части с 1—2 рядами крупных полостей, которые чередуются с проводящими пучками; на поверхности околоцветника имеются крупные толстостенные волоски, основание которых глубоко погружено в субэпидермальные слои.

В перикарпии (в ребрах плода) изученных родов обнаружено различное число проводящих пучков: 1 пучок у *Cecropia* (в 1 ребре), что свидетельствует о том, что плод образован, очевидно, 1 плодолистиком; 2 пучка у *Poikilospermum*. Крупные

плоды *Pourouma* образованы 2 плодолистиками с проходящими в эндокарпии многочисленными (более 35) проводящими пучками. У *Coussapoa* плодолистики развиты в неравной степени, о чем свидетельствует разная величина ребер плода на его поперечном срезе, однако вопрос о числе проводящих пучков неясен и требуются дополнительные исследования на завязях.

Перикарпий

Cecropia. Перикарпий 96—160 мкм толщ., с бугорками — от широких, более или менее плоских или островатых до очень мелких, дифференцирован на экзо-, мезо- и эндокарпий (рис. 1, *1—4*). Экзокарпий слизесодержащий, слизевые клетки от 8 (*C. obtusifolia*) до 100 мкм выс. (*C. schreberiana*), расположены между бугорками, в бугорках заменяются невысокими эпидермальными клетками, заполненными пигментом. У *C. obtusifolia* (рис. 1, *4*) и *C. membranacea*, для которых характерны мелкие бугорки, оба типа эпидермальных клеток невысокие, присутствие в них слизи сомнительно; пигментсодержащие клетки расположены часто, регулярно, на срезе по 1—2. Мезокарпий у изученных видов состоит из 2—4 слоев клеток, содержащих пигмент. У *C. obtusifolia* (рис. 1, *4*), *C. distachya* и *C. membranacea* он образован 3—4 рядами тонкостенных уплощенных паренхимных клеток, образующих полосу окрашенной ткани часто с неразличимой клеточной структурой, кроме единичных толстостенных округлых клеток в бугорках. У *C. schreberiana* клетки внутреннего слоя со слегка утолщенными оболочками, в наиболее крупных бугорках пигментные клетки мезокарпия узкие, значительно вытянутые радиально (табл. II, *1*), а клетки верхнего слоя имеют выпуклую сосочковидную наружную тангенциальную стенку. У *pachystachya* (рис. 1, *2*) и *C. peltata* (рис. 1, *3*) 1—2 нижних слоя мезокарпия образованы округлыми и овальными в сечении клетками, особенно крупными в бугорках, с утолщенными лигнифицированными пористыми оболочками; они отличаются от наружных уплощенных клеток меньшим содержанием пигмента.

Эндокарпий является механической тканью, образован 1—3 слоями склереид и склереидоподобных кристаллоносных клеток, которые имеют неутолщенную наружную тангенциальную стенку и содержат кристаллы. Внутренний слой эндокарпия состоит из радиально удлиненных толстостенных макросклереид 48—130 мкм выс., более высоких в бугорках (наибольшее варьирование их высоты наблюдается у *C. schreberiana*), в очертании округло-полигональных, с плохо различимыми радиальными стенками; последние хорошо видны лишь в незрелых плодах (табл. II, *2*). Полость склереид продолговатая или узкоклиновидная и щелевидная, расширенная в верхней части, откуда звездообразно отходят крупные поровые каналы, связывающие полости соседних склереид. Очень толстые радиальные стенки склереид пронизаны мельчайшими неразличимыми поровыми каналами. У ряда видов 1—2 наружных слоя эндокарпия состоят из брахисклереид, которые или чередуются в одном слое со склереидоподобными кристаллоносными клетками (*C. pachystachya*, рис. 1, *2*) или отделяют кристаллоносный слой от мезокарпия (*C. peltata*, рис. 1, *3*). Кристаллы у этих видов мелкие, 5—10 мкм дл. У другой группы видов (*C. distachya*, *C. obtusifolia*, рис. 1, *4*; *C. membranacea*, *C. schreberiana*) эндокарпий 1-слойный, брахисклереиды отсутствуют, снаружи к макросклереидам примыкает кристаллоносный слой с крупными (10—15 мкм дл.) кристаллами (табл. II, *3*); у *C. schreberiana* кристаллоносные клетки со значительно утолщенными оболочками, у других видов они большей частью тонкостенные (утолщена лишь внутренняя тангенциальная стенка) и могут быть отнесены скорее всего к мезокарпию.

Coussapoa. Перикарпий 25—145 мкм толщ., дифференцирован на мощный эндокарпий (рис. 2, *1—4*), образованный 3—9 слоями (число их у разных видов различно) плотно расположенных брахисклереид, и слизесодержащий экзокар-

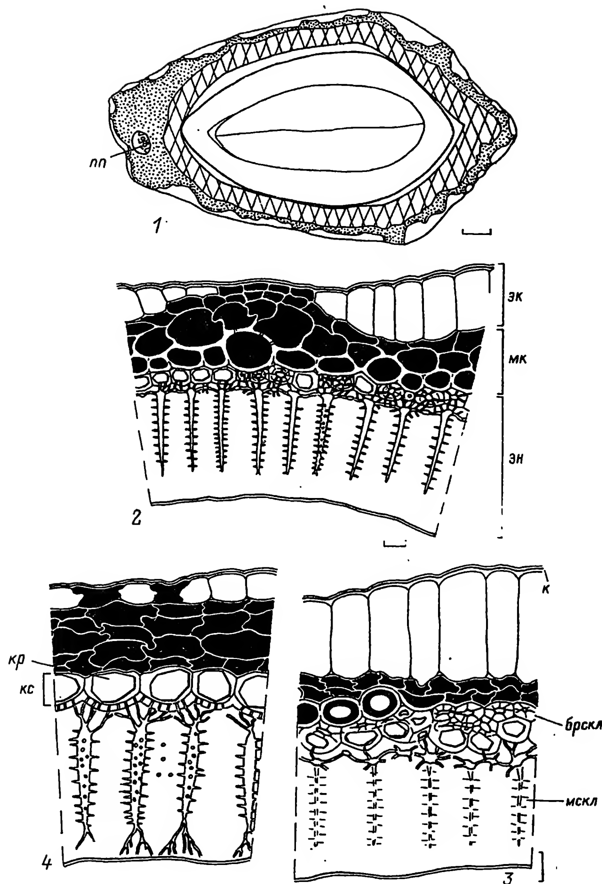


Рис. 1. Строение перикарпия у видов рода *Cecropia* на поперечном срезе плода.

1, 2 — *C. pachystachya* (*1* — схема поперечного среза плода); *3* — *C. peltata* (участок перикарпия между бугорками); *4* — *C. obtusifolia*. *брскл* — брахисклереиды, *к* — кутикула, *кр* — кристаллы, *кс* — кристаллоносный слой, *мк* — мезокарпий, *мскл* — макросклереиды, *пп* — проводящий пучок, *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий; на схеме (*1*) эндокарпий заштрихован, точками показан мезокарпий. Масштабная линейка: *1* — 100; *2—4* — 10 мкм.

пий. Набухание слизи очень сильное и происходит с разрушением эпидермального слоя. У изученных видов выявлено 3 варианта структуры перикарпия, соответствующих различиям в скульптуре поверхности плода. 1. Эндокарпий с более или менее ровной наружной поверхностью, над ним находится слизесодержащий (в сухом состоянии пленчатый) экзокарпий, состоящий из слизевых клеток (*C. angustifolia*, рис. 2, *1*). 2. Наружная поверхность эндокарпия ямчатая, в возвышающихся участках склереиды радиально удлиненные, в пониженных участках находятся слизевые клетки экзокарпия (расположены по 1—3), между последними — клетки экзокарпия с пигментом в полости, оболочки этих клеток также окрашены (*C. microcarpa*, рис. 2, *2*; *C. ovalifolia*, рис. 2, *3*). У *C. latifolia* строение перикарпия в верхней части плода такое же, как у видов варианта 1, а в нижней части, где поверхность сглаженно-ямчатая, — как у видов варианта 2. 3. У *C. asperifolia* (рис. 2, *4*) над ровной мелкоячеистой поверхностью эндокарпия находится слой высоких узких тонкостенных слизевых клеток со складчатыми радиальными стенками, слегка утолщенными по ребрам; этот слой, как мы предполагаем, является экзокарпием; сверху он покрыт бесструктурной коричневой плен-

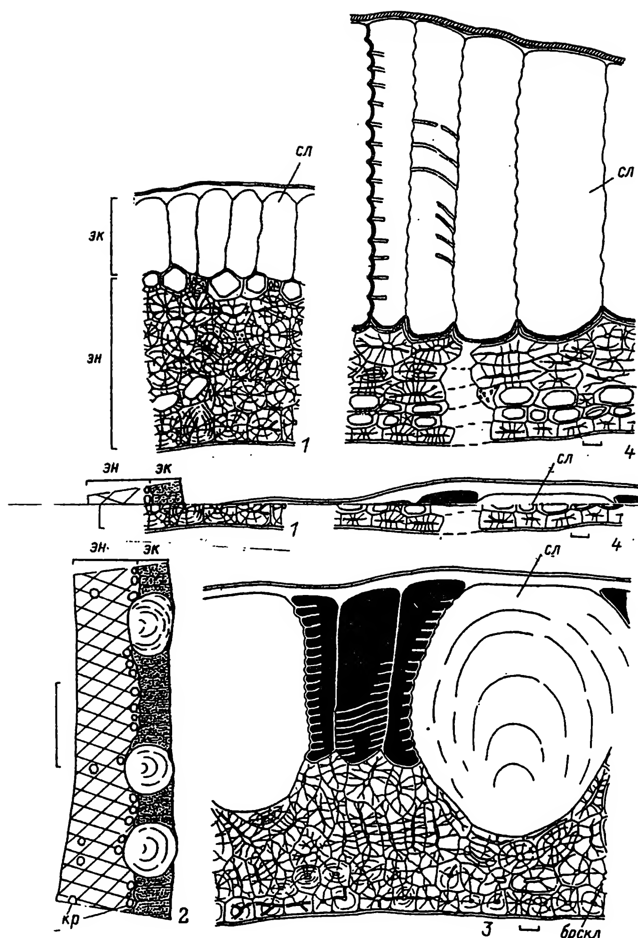


Рис. 2. Строение перикарпия у видов рода *Coussapoa* на поперечном срезе плода.

1 — *C. angustifolia*; *2* — *C. microcarpa* (схема); *3* — *C. ovalifolia*; *4* — *C. asperifolia*. *сл* — слизевая клетка; остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1, 3, 4* — 10; *2* — 100 мкм.

кой (около 4—5 мкм толщ.), возможно, окрашенной кутикулой.[1] Наружная стенка клеток экзокарпия слабо утолщена, вдоль внутренних тангенциальных стенок, не отделяющихся от эндокарпия, расположен слой коричневого пигмента; отдельные радиальные стенки утолщены и окрашены флобафенами, по этим стенкам происходит растрескивание экзокарпия на коричневые, неправильной формы, уплощенные кусочки (около 750—900 мкм дл.), со всех сторон ограниченные окрашенными оболочками. «Тело эндокарпия», выталкиваемое из околоцветника после набухания слизи в слизесодержащем слое перикарпия (Berg et al., 1990), имеет ячеистую поверхность (табл. II, *6*), ячеи образованы внутренними тангенциальными стенками вдающихся в эндокарпий слизевых клеток.

Изученные виды различаются по толщине и особенностям строения эндокарпия: толщина этого слоя варьирует от 25—95 (*C. latifolia*) до 80—145 мкм

[1] Berg с соавт. (1990) считают, что верхний пленчатый слой перикарпия у *Coussapoa asperifolia* является экзокарпием. Для точного выяснения природы этого слоя необходимо изучить гистогенез перикарпия данного вида.

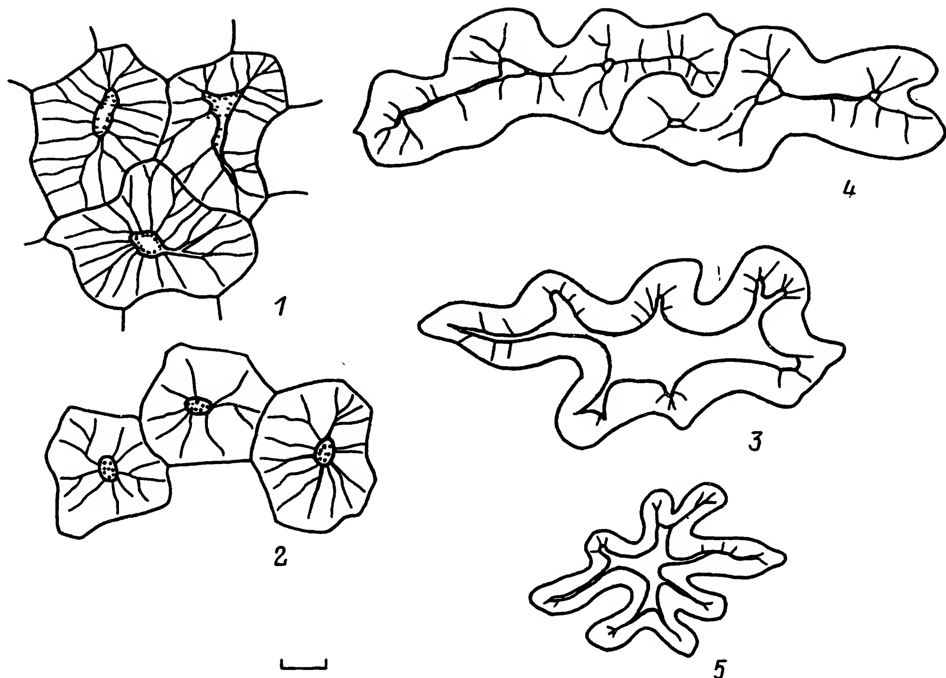


Рис. 3. Очертания брахисклереид эндокарпия у представителей рода *Coussapoa.*

1 — *C. ovalifolia* (склереиды верхнего слоя); *2, 3* — *C. angustifolia* (*2* — верхние, *3* — нижние склереиды); *4* — *C. asperifolia* (склереиды среднего слоя эндокарпия); *5* — *C. latifolia* (внутренние склереиды). Масштабная линейка — 10 мкм.

(*C. microcarpa*), а число рядов брахисклереид — от 3—5 до 7—9. У *C. angustifolia* в отличие от других видов хорошо видна слоистость стенок брахисклереид. По очертаниям склереиды верхнего ряда отличаются от склереид внутренних слоев; кроме того, имеются различия в их форме и величине у разных видов (рис. 3). Верхние склереиды в основном полигональные и изодиаметрические, окрашены флобафенами, с изогнутыми (*C. ovalifolia*, рис. 3, *1*) или слабоизогнутыми (*C. angustifolia*, рис. 3, *2*) радиальными стенками. Склереиды внутренних слоев (рис. 3, *3—5*) имеют изогнутые и извилистые радиальные стенки, при этом они часто вытянуты вдоль плода и не окрашены пигментом. У *C. latifolia* склереиды самого внутреннего слоя мелкие, с сильно извилистыми радиальными стенками (рис. 3, *5*).

У всех видов в эндокарпии найдены сходные со склереидами кристаллоносные клетки с кристаллами, однако их количество у разных видов различное. У *C. asperifolia* они составляют 2 непрерывных кристаллоносных слоя, примыкающих к внутреннему слою склереид, и изредка встречаются среди склереид наружного слоя. У *C. angustifolia, C. microcarpa* и *C. latifolia* кристаллоносные клетки довольно многочисленные, расположены нерегулярно в наружном слое эндокарпия и в слое, примыкающем к внутреннему. У *C. ovalifolia* кристаллы в эндокарпии лишь единичные, встречаются в верхнем его слое.

Pourouma. Перикарпий около 290—305 мкм толщ. у *P. bicolor* subsp. *bicolor* и 430—460 мкм у *P. bicolor* subsp. *digitata*, дифференцирован на мощный эндо-, мезо- и экзокарпий (рис. 4, *1*). Экзокарпий, по-видимому, слизесодержащий, слизевые клетки чередуются с пигментсодержащими, те и другие со слабо утолщенной наружной тангенциальной стенкой; клетки, содержащие пигмент, радиально вытянуты (более высокие у subsp. *digitata*), на срезе расположены по 2—3.

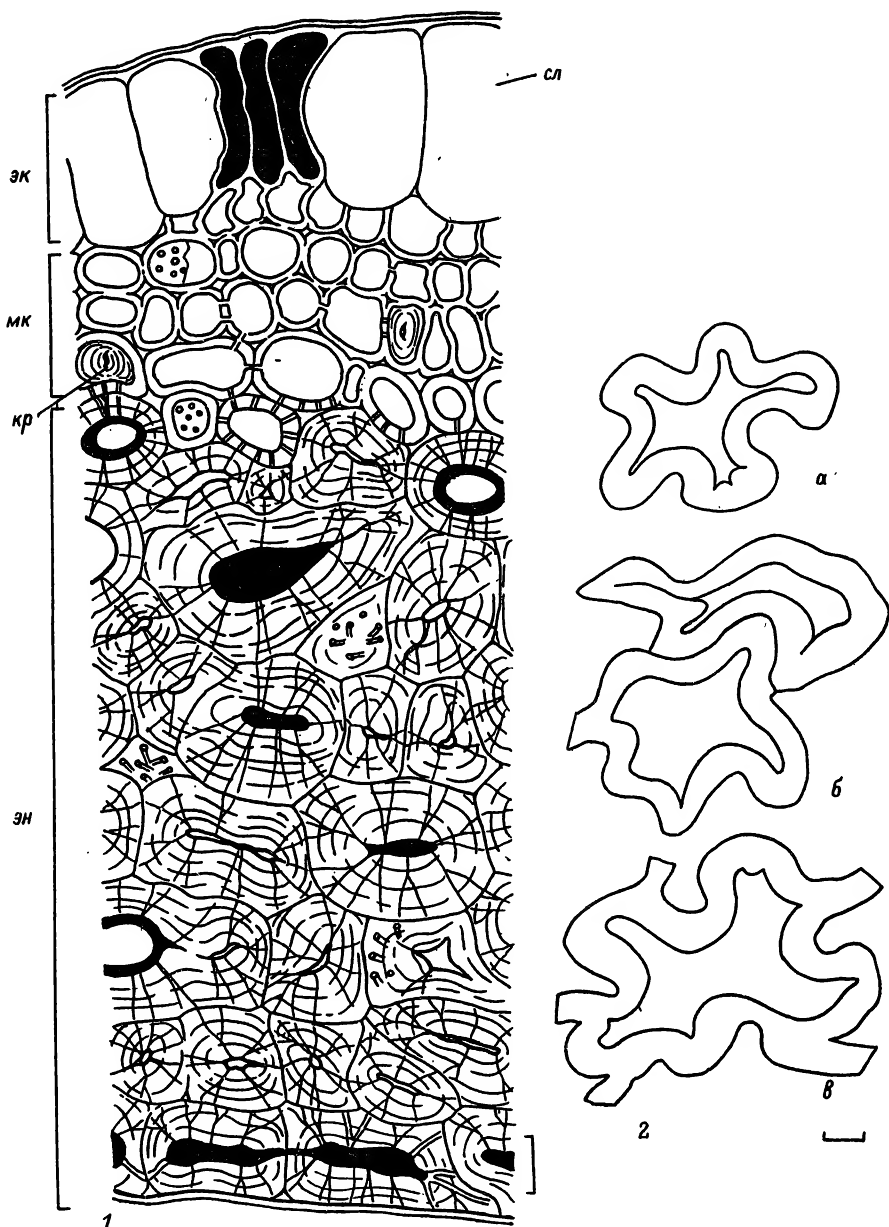


Рис. 4. Строение перикарпия у *Pourouma bicolor*.

1 — фрагмент поперечного среза (subsp. *bicolor*); *2* — очертания склереид эндокарпия (subsp. *digitata*): *а* — верхнего, *б* — среднего, *в* — нижнего слоев. Обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка — 10 мкм.

Субэпидермальные клетки, находящиеся под пигментными, более высокие, чем клетки, находящиеся под слизевыми. Мезокарпий образован 3—4 слоями слабо одревесневших паренхимных клеток, которые во внутренних слоях имеют извилистые очертания; толщина стенок клеток мезокарпия, имеющих редкие поры, постепенно уменьшается к периферии, наружная стенка у клеток периферическо-

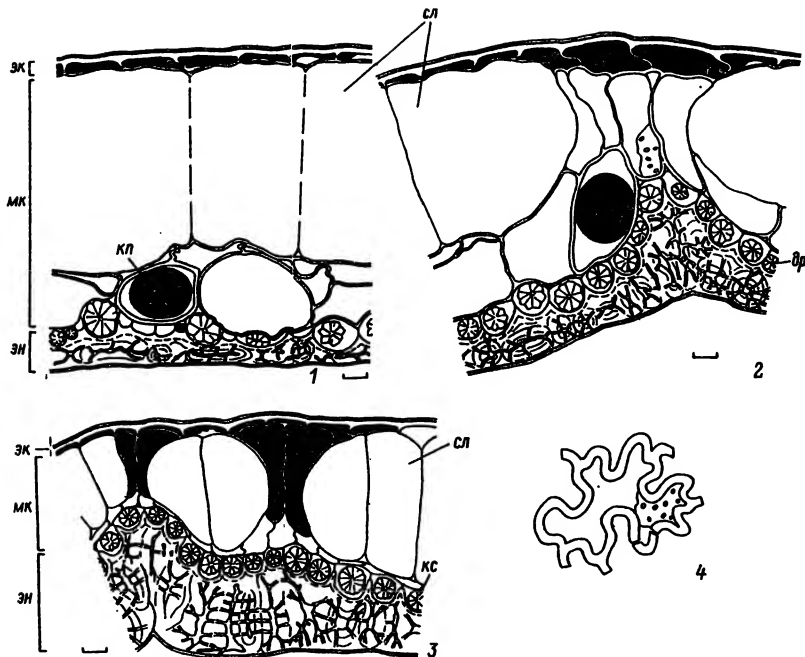


Рис. 5. Строение перикарпия у представителей рода *Poikilospermum* (показаны фрагменты поперечных срезов и склереида несформированного эндокарпия в плане).

1, 2 — *P. microstachys* (*2* — в области бугорка); *3, 4* — *P. amboinense*. *др* — друзы, *кп* — «каплевидный» пигмент; остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка — 10 мкм.

го слоя не утолщена. Оболочки и полости некоторых клеток мезокарпия окрашены коричневым пигментом, во внутренних слоях встречаются кристаллы.

Эндокарпий образован большим числом слоев брахисклереид — 7—8 у *P. bicolor* subsp. *bicolor* и 10—12 у *P. bicolor* subsp. *digitata*; у второго подвида самые внутренние склереиды наиболее крупные, с наименее утолщенными оболочками, у типового подвида они более мелкие, с пигментом в полости; стенки склереид очень толстые, слоистые, пронизаны многочисленными тонкими ветвящимися поровыми каналами; в плане их радиальные стенки от изогнутых до извилистых (рис. 4, *2*).

Poikilospermum. Перикарпий у *P. microstachys* (рис. 5, *1, 2*) 130—135 мкм толщ., у *P. amboinense* (рис. 5, *3, 4*) 65—105 мкм толщ., состоит из экзо-, мезо- и эндокарпия, более мелкоклетный у второго подвида. Экзокарпий образован уплощенными клетками с утолщенной наружной тангенциальной стенкой, содержащими в полости флобафены и иногда, по-видимому, слизь. Мезокарпий 3—4-слойный у *P. microstachys* и 3-слойный у *P. amboinense*, его наружный слой слизесодержащий, ослизнение происходит с разрушением структуры этого слоя. Слизевые клетки около 65—80 мкм выс., в бугорках заменяются узкими трапециевидными или прямоугольными на срезе клетками, не содержащими слизи, расположенными одиночно или группами по 2—3, у *P. microstachys* они размещаются в 1—2 ряда, имеют в основном утолщенные лигнифицированные стенки с порами; у второго вида эти клетки тонкостенные, с пигментом в полости. Расположенный ковнутри слой мезокарпия имеет различную структуру у изученных видов: он либо слизесодержащий, образованный крупными паренхимными клетками, причем тонкостенные клетки чередуются с клетками, имеющими слабо и неравномерно утолщенные оболочки, а иногда «каплевидный» пигмент (*P. microstachys*), либо состоит из мелких плоских тонкостенных клеток, иногда с небольшим количеством пигмента в полости, более высоких в области бугорков перикарпия (*P. am-*

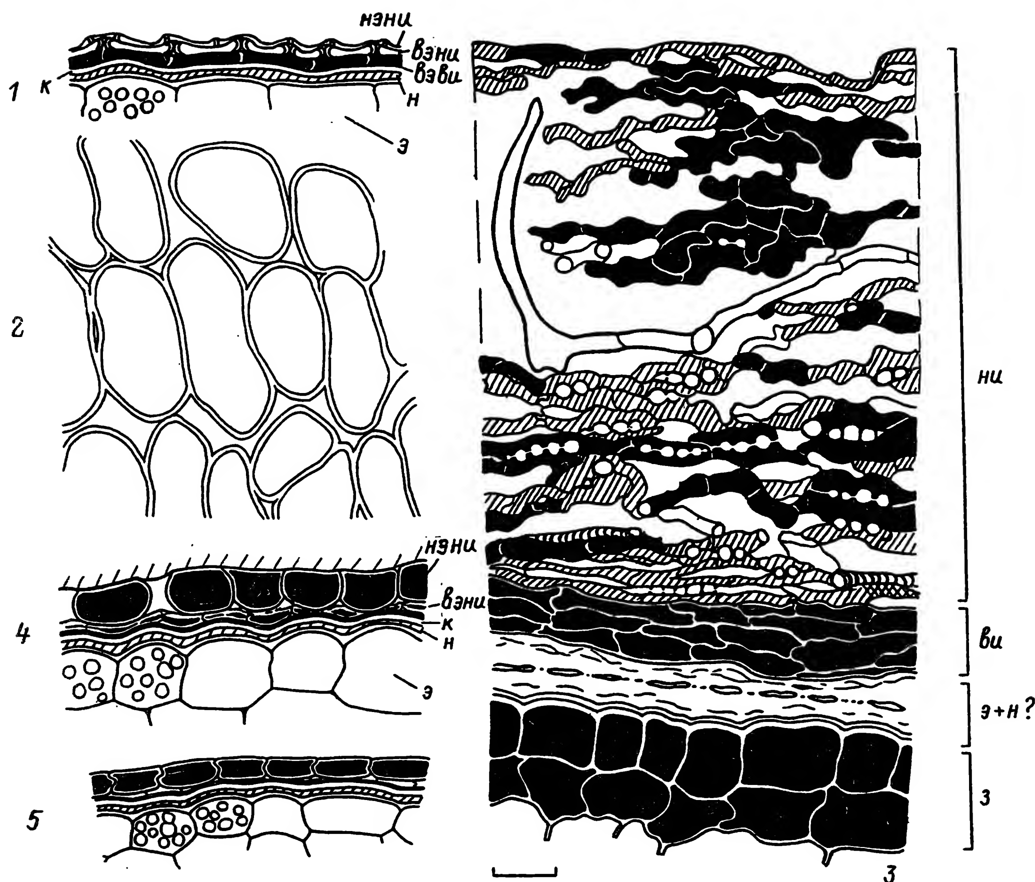


Рис. 6. Строение семенной кожуры у представителей сем. *Cecropiaceae* (показаны фрагменты поперечных срезов семени).

1, 2 — *Cecropia pachystachya* (*1* — семенная кожура на поперечном срезе, *2* — клетки эндотесты в плане); *3* — *Pourouma bicolor* subsp. *bicolor*; *4* — *Poikilospermum amboinense*; *5* — *P. microstachys*. *ви* — внутренний интегумент, *вэви* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, *вэни* — внутренняя эпидерма наружного интегумента, *з* — зародыш, *к* — кутикула, *н* — нуцеллус, *ни* — наружный интегумент, *нэни* — наружная эпидерма наружного интегумента, *э* — эндосперм. Масштабная линейка — 10 мкм.

boinense); у *P. microstachys* в некоторых участках перикарпия между описанными выше слоями имеется еще 1 слой мезокарпия, состоящий из уплощенных клеток. Внутренний слой мезокарпия у обоих видов кристаллоносный, сходен с описанными у рода *Urtica* (Кравцова, 1993), содержит друзы оксалата кальция 10—15 мкм в диам.

Эндокарпий в сечении волнистый (*P. amboinense*) или почти ровный (*P. microstachys*), образован 1 рядом толстостенных склереид со щелевидными полостями, содержащими небольшое количество пигмента, в очертании с сильноизвилистыми радиальными стенками (рис. 5, *4*); у *P. microstachys* эндокарпий узкий, 10—13 мкм выс., у *P. amboinense* склереиды более высокие, 13—25 мкм выс.; в бугорках обоих видов они радиально удлиненные, до 28 мкм выс.

Семенная кожура

Cecropia. Семенная кожура около 8—10 мкм толщ., местами с волнистым внутренним краем, 3-слойная (рис. 6, *1*); внутренний слой (эндотегмен) содержит

флобафены, границы между его клетками хорошо заметны. 2 пленчатых слоя тесты (эндотеста местами 2-слойная) почти без пигмента, состоят из очень уплощенных клеток со слегка утолщенными радиальными стенками. Клетки экзотесты (30—66 мкм дл. и 5—10 мкм шир.) вытянуты вдоль семени, клетки эндотесты (рис. 6, *2*) расположены рыхло и поперек семени, поэтому на поверхности семенной кожуры в результате наложения обоих слоев тесты часто образуется сетчатый рисунок (табл. III, *1, 2*).

Coussapoa. Семенная кожура сходна с семенной кожурой *Cecropia*, однако клетки тесты крупнее (до 70 мкм дл. и 15 мкм шир.), с более утолщенными, в эндотесте лигнифицированными радиальными стенками (табл. III, *3—5*), содержат пигмент. Как и у *Cecropia*, очертания клеток экзотесты либо хорошо видны с поверхности семени (*C. latifolia*, табл. III, *3*), либо едва заметны (*C. ovalifolia*, *C. asperifolia*, табл. III, *4, 5*). По-видимому, эти различия связаны с количеством содержащегося в клетках тесты пигмента.

Pourouma. Семенная кожура (рис. 6, *3*; табл. III, *6*) толстая, 108—125 мкм толщ., образована в основном широким слоем паренхотесты, которая состоит из очень рыхло (в виде сети) расположенных узких клеток неправильной формы, со слегка утолщенными оболочками, в разной степени заполненных пигментом (флобафенами). Во внутренних слоях тесты между оболочками клеток заметны цепочки округлых перфораций. В этой части тесты имеются также механические элементы — более толстостенные клетки с отростками и без пигмента, а также клетки типа гидроцитных, с сетчато-лестничным и кольчатым утолщениями оболочки. Тегмен образован 3—4 слоями уплощенных клеток с пигментом.

Poikilospermum. Семенная кожура около 5—10 мкм толщ., 3-слойная, состоит из экзотесты, эндотесты и эндотегмена. Хорошо различимы лишь клетки экзотесты, заполненные пигментом (рис. 6, *4, 5*), у *P. microstachys* (рис. 6, *5*) они более уплощенные, чем у *P. amboinense* (рис. 6, *4*). Поверхность семенной кожуры, видимая с помощью СЭМ, либо бесскульптурная, с неразличимыми границами клеток и крупными (до 100 мкм дл. и 18 мкм шир.) ланцетными перфорациями, сквозь которые видны узкие, вытянутые поперек семени клетки эндотесты (*P. amboinense*, табл. III, *7*), либо сглаженно удлиненно-узкоячеистая, почти ребристая, с крупными перфорациями лишь в основании семени и расположенными вдоль радиальных стенок экзотесты хлоропластами (*P. microstachys*, табл. III, *8*).

Обсуждение

Выяснено, что общим в структуре перикарпия изученных родов цекропиевых является склерифицированный эндокарпий — мощный деревенистый у крупных плодов *Pourouma* или более тонкий у мелких плодов других родов. У 3 родов (*Cecropia*, *Poikilospermum*, *Pourouma*) перикарпий дифференцирован на экзо-, мезо- и эндокарпий, а у рода *Coussapoa* в нем можно различить лишь 2 зоны — эндокарпий и слизесодержащий наружный слой. По особенностям строения перикарпия в рассматриваемом семействе можно выделить 2 группы родов: I) *Cecropia*, *Coussapoa*, *Pourouma*; II) *Poikilospermum*. В группе I различаются 2 подгруппы: а) *Cecropia*, б) *Coussapoa*, *Pourouma* с разной структурой эндокарпия. Для этой группы родов характерны многослойный эндокарпий (макросклереиды и/или брахисклереиды), кристаллоносные клетки с кристаллами в эндокарпии (иногда в мезокарпии), слизесодержащий экзокарпий. У рода *Poikilospermum* имеется другой набор признаков: 1-слойный эндокарпий, причем склереиды в очертании с сильноизвилистыми стенками, кристаллоносный слой с друзами в мезокарпии, слизесодержащий мезокарпий. Два первых признака сближают этот род со многими родами трибы *Urticeae* (сем. *Urticaceae*), особенное сходство наблюдается, по

нашим данным, с родами *Urera* Gaud. и *Dendrocnide* Miq. У видов *Urera hypselodendron* Wedd., *Dendrocnide vitiensis* (Seem.) Chew, *D. excelsa* (Wedd.) Chew в наружном слое мезокарпия имеется пигмент, сходный с «каплевидным» пигментом у *Poikilospermum*. Кроме того, у некоторых видов рода *Dendrocnide* (*D. elliptica* (Merr.) Chew, *D. latifolia* (Gaud.) Chew, *D. meyeniana* (Walp.) Chew, *D. stimulans* (L. f.) Chew) в мезокарпии находятся слизевые клетки, образующие полости, по-видимому, содержащие слизь. Для некоторых видов этого рода, для рода *Urera* и других родов данной трибы характерны слизесодержащий экзокарпий и содержание слизи преимущественно в этом слое.

Роды группы I по строению эндокарпия (образованного несколькими слоями брахисклереид или макросклереидами) сближаются с сем. *Moraceae*. Как многослойный эндокарпий, так и макросклереиды обнаружены нами (Кравцова, Карвахаль, неопубликованные данные) у представителей рода *Ficus* L.: первый признак — в подроде *Pharmacosycea* (Miq.) Miq., второй — в подроде *Urostigma* (Gasp.) Miq. Многослойный эндокарпий и особенно макросклереиды не характерны для сем. *Urticaceae*, у большего числа его представителей эндокарпий образован 1 слоем брахисклереид. Многослойный эндокарпий, вероятно, как древний признак встречается, по нашим данным, только в некоторых родах трибы *Boehmerieae* (*Boehmeria* Jacq., *Neraudia* Gaud., *Cypholophus* Wedd., *Debregeasia* Gaud.), причем в 2 последних он по происхождению является, очевидно, мезо-эндокарпием, а макросклереиды найдены нами лишь у олиготипного рода *Girardinia* Gaud. (триба *Urticeae*).

В группе неотропических родов цекропиевых наиболее примитивный род *Pourouma* (Berg et al., 1990) выделяется архаичными чертами строения перикарпия — многослойными мезо- и эндокарпием. Строение эндокарпия свидетельствует о близости этого рода к роду *Coussapoa*, что отмечено также на основе анализа макроморфологических признаков (Berg et al., 1990). У рода *Cecropia* дифференциация склереид эндокарпия на брахи- и макросклереиды, редукция у некоторых видов эндокарпия до 1 слоя макросклереид и появление большей частью тонкостенных кристаллоносных клеток в мезокарпии свидетельствуют о большей эволюционной продвинутости структуры перикарпия у этого рода по сравнению с 2 другими родами. Это согласуется с представлением о *Cecropia*, как наиболее продвинутом роде в сем. *Cecropiaceae*.

В роде *Cecropia* можно наблюдать морфологический ряд эволюционного изменения структуры перикарпия. Одна группа видов (*C. pachystachya, C. peltata*) характеризуется некоторыми примитивными чертами его строения: 1) 2—3 слоями эндокарпия; 2) отсутствием четкой морфологической дифференциации перикарпия по слоям (чередование в 1 слое склереид, кристаллоносных и паренхимных клеток); 3) толстостенными (склереидоподобными) кристаллоносными клетками, входящими в состав эндокарпия; 4) дифференцированным на механические элементы и тонкостенную паренхиму мезокарпием.

У других видов (*C. distachya, C. obtusifolia, C. membranacea*) наблюдается продвинутость этих признаков: 1-слойный эндокарпий, кристаллоносные клетки, большей частью тонкостенные, входят в состав мезокарпия; мезокарпий образован клетками одного типа и местами с неразличимой клеточной структурой.

Вид *C. schreberiana* занимает в этом ряду особое положение, так как наряду с некоторыми видовыми особенностями мезокарпия в структуре перикарпия наблюдается сочетание примитивных и продвинутых признаков обеих групп.

Количество слизи в слизесодержащем слое перикарпия в изученных родах различное: наибольшее ее содержание и сильная реакция набухания слизи, происходящая с разрушением верхних слоев перикарпия, найдены у *Coussapoa* и *Poikilospermum* — растений, которые начинают свою жизнь как эпифиты. Виды 2 других изученных родов — деревья. Этими данными подтверждается отме... Berg (1983, 1989) связь между наличием заметного ослизняющегося слоя в околоплоднике и полуэпифитной жизненной формой.

По строению семенной кожуры изученные роды можно разделить также на 3 группы: 1) *Pourouma*; 2) *Cecropia*, *Coussapoa*; 3) *Poikilospermum*. В 1-м роде особенности строения семенной кожуры (очень примитивной, образованной в основном многослойной недифференцированной паренхотестой) связаны с большой величиной семени. Роды *Coussapoa* и *Cecropia* очень сходны по строению семенной кожуры, однако более толстостенная лигнифицированная теста *Coussapoa*, часто содержащая пигмент, является архаичным признаком по отношению к более тонкой тесте *Cecropia*, что, так же как и структура перикарпия, указывает на продвинутость 2-го рода.

В отличие от этих 2 родов эндотегмен у *Poikilospermum* очень тонкий, едва различимый, экзотеста с большим количеством пигмента, а эндотеста имеет структуру, характерную для многих родов *Urticeae*, описанную нами в роде *Urtica* (Кравцова, 1993): ее клетки узкие, длинные, вытянутые поперек семени. Крупные перфорации на поверхности семенной кожуры, через которые видны узкие клетки эндотесты, являются характерной особенностью как видов рода *Poikilospermum*, так и представителей трибы *Urticeae*, в частности из родов *Urera* (табл. IV, *1, 2*), *Dendrocnide* (табл. IV, *3*), *Laportea* Gaud. (табл. IV, *4*), *Urtica* (табл. IV, *5*), которая не обнаружена нами в других трибах крапивных.

Таким образом, полученные в настоящей работе данные по анатомии перикарпия и семенной кожуры в сем. *Cecropiaceae* указывают на его неоднородность: род *Poikilospermum* обособлен от 3 неотропических родов, составляющих естественную группу. Выводы соответствуют результатам сравнительно-анатомического исследования древесины и листа, проведенного Bonsen и ter Welle (1983, 1984). Подтверждаются принадлежность рода *Poikilospermum* к сем. *Urticaceae*, а именно к трибе *Urticeae*, и его близость к родам *Urera* и *Dendrocnide*. Тем не менее такая черта строения перикарпия *Poikilospermum*, как слизесодержащий мезокарпий, не характерный для *Urticaceae*, но встречающийся у *Moraceae* (например, у *Ficus* (Verkerke, 1988, и др.)), указывает, по-видимому, на обособленное положение этого рода в трибе *Urticeae*.

В структуре перикарпия других изученных родов сем. *Cecropiaceae*, как и в анатомии древесины и листа, обнаружены признаки, общие с признаками *Moraceae*. Однако они также встречаются, хотя и редко, в сем. *Urticaceae*. Возможно, эти черты, в частности архаичное строение эндокарпия, унаследованы всеми 3 семействами от их общего предка. Вместе с тем значительное, на наш взгляд, сходство *Cecropiaceae* s. str. и *Moraceae* по изученным признакам плода является поводом для дальнейшего выяснения степени родства этих семейств, чему будет способствовать более детальное анатомическое изучение плодов *Moraceae*. С другой стороны, сходство 3 рассматриваемых семейств по анатомическому строению перикарпия свидетельствует в пользу известного мнения (Berg, 1973, 1977; Humphries, Blackmore, 1989) о возможности объединения этих семейств.

На основе полученных результатов можно предположить, что у неблизкородственных таксонов (*Urticaceae* и *Cecropiaceae* s. str.) произошло независимое, параллельное возникновение морфологически сходного плода и базально или суббазально прикрепленного ортотропного семязачатка. Еще A. Bechtel (1921) писал, что происхождение такого типа семязачатка у *Urticaceae* из апикально или латерально прикрепленного анатропного семязачатка, очевидно, является результатом редукции гинецея. Появление у *Cecropiaceae* ортотропного базального семязачатка, по-видимому, связано с ясно прослеживаемой в этой группе эволюционной тенденцией к микроспермии (Berg, 1983), которая достигается (как и у *Urticaceae*) путем сильной редукции 2-го плодолистика.

В заключение благодарю кураторов гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Ботанического сада в Кью, Государственного гербария в Лейдене за предоставленный материал. За ценные советы и замечания, полученные при подготовке данной статьи, благодарю И. А. Грудзинскую, А. П. Меликяна

и Е. Н. Немирович-Данченко. Выражаю свою признательность инженерам кабинета сканирующей электронной микроскопии Н. В. Ченцовой и Л. А. Карцевой за помощь в работе на СЭМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кравцова Т. И. Формирование покровов плода и семени *Urtica dioica* и *U. cannabina* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 52—65.

Bechtel A. R. Floral anatomy of the *Urticaceae* // Amer. J. Bot. 1921. Vol. 8. N 8. P. 386—410.

Berg C. C. Some remarks on the classification of the *Moraceae* // Meded. Bot. Mus. Utrecht. 1973. N 386. P. 1—10.

Berg C. C. Urticales, their differentiation and systematic position // Plant Syst. Evol. 1977. Suppl. 1. P. 349—374.

Berg C. C. Cecropiaceae, a new family of the *Urticales* // Taxon. 1978. Vol. 27. N 1. P. 39—44.

Berg C. C. Dispersal and distribution in the *Urticales* — an outline // Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg, 1983. Vol. 7. P. 219—229.

Berg C. C. Systematics and phylogeny of the *Urticales* // Evolution, Systematics, and Fossil History of the *Hamamelidae*. Vol. 2. «Higher» *Hamamelidae*. Oxford, 1989. Spec. Vol. 40B. P. 193—220.

Berg C. C., Akkermans R. W. A. P., van Heusden E. C. H. Cecropiaceae: Coussapoa and *Pourouma* // Flora Neotropica. Monograph N 51. N. Y., 1990. P. 1—209.

Bonsen K. J., ter Welle B. J. H. Comparative wood and leaf anatomy of the *Cecropiaceae* (*Urticales*) // Bull. Mus. Nath. Hist. Nat. Paris. 1983. Sér. 4. T. 5. Sect. B. Adansonia N 2. P. 152—177.

Bonsen K. J., ter Welle B. J. H. Systematic wood anatomy and affinities of the *Urticaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1984. Bd 105. H. 1. S. 49—71.

Chew Wee-Lek. A revision of the genus *Poikilospermum* (*Urticaceae*) // Gard. Bull. Singapore. 1963. Vol. 20. Pt I. P. 1—103.

Corner E. G. H. The classification of the *Moraceae* // Gard. Bull. Singapore. 1962. Vol. 19. Pt II. P. 187—252.

Engler H. G. A. Ulmaceae, Moraceae and *Urticaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1889. T. 3. Abt. 1. P. 59—118.

Friis I. The *Urticaceae*: a systematic review // Evolution, Systematics, and Fossil History of the *Hamamelidae*. Vol. 2. «Higher» *Hamamelidae*. Oxford, 1989. Spec. Vol. N 40B. P. 285—308.

Humphries C. J., Blackmore S. A review of the classification of the *Moraceae* // Там же. 1989. P. 267—277.

Renner O. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Artocarpeen und Conocephaleen, insbesondere der Gattung *Ficus* // Bot. Jahrb. 1907. Bd 33. H. 4-5. S. 319—448.

Trécul A. Sur la famille des Artocapées // Ann. Sci. Natur. 1847. T. III. N 8. P. 38—157.

Verkerke W. Anatomy and reproductive biology of some african *Ficus* species (*Moraceae*). Amsterdam, 1988. 95 p.

Weddell H. A. Monographie de la famille des Urticées // Arch. Mus. Hist. Nat. Paris. 1856—1857. T. 9. P. 1—591.

Weddell H. A. Ordo *Urticaceae* // A. de Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1869. Pars XVI. P. 32—235.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 IX 1994

SUMMARY

Pericarp and seed coat structure was studied in representatives of four genera of the *Cecropiaceae* — *Cecropia, Coussapoa, Poikilospermum* and *Pourouma* using light and scanning electron microscopes. The group investigated was found to be heterogeneous, the Asian-Australian genus *Poikilospermum* differs from neotropical genera by endocarp and crystal layer structure, by the localisation of the mucilaginous layer in the pericarp, and by some seed coat features — occurrence of the perforations on its surface and endotesta structure. The results of the comparison with the allied families *Moraceae* and *Urticaceae* is in line with the results of comparative wood and leaf anatomical investigation of the *Cecropiaceae* (Bonsen, ter Welle, 1983): the genus *Poikilospermum* belongs to the family *Urticaceae* while the *Cecropiaceae* s. str. have some moraceous traits.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.527.5 : 582.951.6

А. Н. Сенников

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *VERONICA VINDOBONENSIS* (*SCROPHULARIACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ БЫВШЕГО СССР

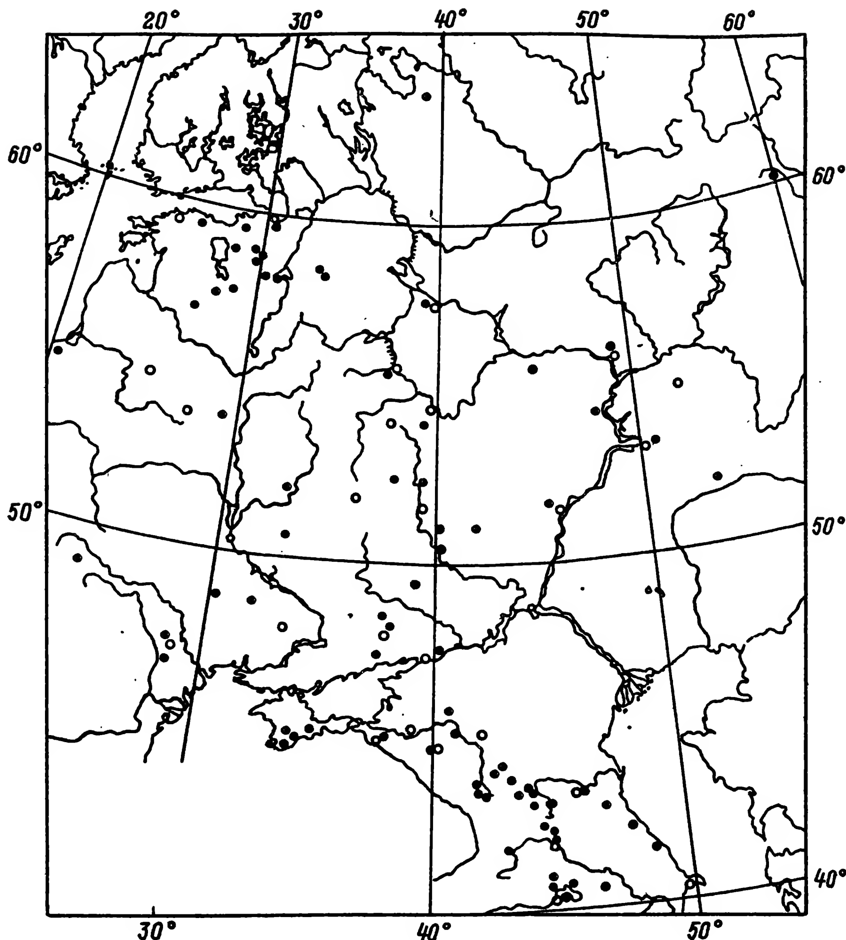
A. N. SENNIKOV. NEW DATA ON DISTRIBUTION OF *VERONICA VINDOBONENSIS* (*SCROPHULARIACEAE*) IN THE TERRITORY OF THE FORMER USSR

Уточнены северная и восточная границы распространения вида *Veronica vindobonensis*, впервые указываемого для Азербайджана, Белоруссии, Латвии, Молдавии и Эстонии, а также для многих регионов России. Обсуждается характер изменчивости *V. vindobonensis* и *V. chamaedrys*, даны описания новых разновидностей.

Огромный размах изменчивости полиморфного вида *Veronica chamaedrys* L. (sect. *Veronica*) породил множество точек зрения на его систематику. В последнее время в Западной Европе были открыты новые таксоны этого родства, что потребовало критической оценки изменчивости *V. chamaedrys* и на восточноевропейской части его ареала. К сожалению, монограф рода *Veronica* в СССР А. Е. Еленевский отрицал существование в группе *V. chamaedrys* таксонов даже подвидового ранга (Еленевский, 1981), полагая слишком низкой корреляцию вариабельных признаков при неопределенности ареалов отмечаемых форм. Изложенные далее результаты критического пересмотра гербарных образцов *V. chamaedrys* s. l., хранящихся в гербариях Санкт-Петербурга (LE, LEU), призваны восполнить некоторый пробел в информации об этом критическом виде.

Австрийский ученый M. Fischer описал с территории Австрии в ранге подвида 2 новые расы — *V. chamaedrys* subsp. *vindobonensis* (Fischer, 1970) и *V. chamaedrys* subsp. *micans* (Fischer, 1973), имеющие хромосомное число 2n = 2x = 16 и наиболее близкородственные тетраплоидному виду (2n = 4x = 32) *V. chamaedrys* s. str. Последний подвид является локальным эндемиком Восточных Альп, в то время как первый, позднее возведенный в ранг вида (Fischer, 1974), приводится (Mirek, Fischer, 1986) для стран Центральной, Восточной и Юго-Восточной Европы (Германия, Венгрия, Румыния, Чехия, Словакия, Сербия, Болгария, бывший СССР), а также для Кавказа и Малой Азии (сев. Турция). Согласно этой работе, *V. vindobonensis,* входящий в ксерофитные сообщества и предпочитающий более теплые, сухие и континентальные, а также несколько более олиготрофные местообитания, в пределах бывшего СССР встречается на юге Украины, на крайнем юго-востоке Калининградской обл. России и в российском Предкавказье, в Грузии (окр. г. Тбилиси) и Армении. Как выяснилось, в пределах Восточной Европы данный вид распространен значительно более широко и занимает сухие луга и опушки широколиственных и (на северном пределе своего распространения) сосновых лесов вплоть до 60° с. ш. (см. рисунок).

Восточноевропейская часть ареала *V. vindobonensis* охватывает зоны лесостепи, где вид входит в сообщества *Quercus petraea, Q. robur*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata* (Клеопов, 1990; под названием *V. chamaedrys*), и степи, а также широколиственные леса Крыма и Карпат, где он встречается наиболее часто, а в Крыму



Распространение *V. vindobonensis* в Восточной Европе и на Кавказе (территория бывшего СССР).

резко преобладает над *V. chamaedrys*. Кроме того, *V. vindobonensis* встречается на опушках широколиственных лесов и на суходольных лугах Белоруссии (Могилевская обл.), Эстонии (окр. г. Раквере), Латвии («Curlandia, in prato, 1833, Lindemann» — LE); очень вероятно нахождение его и в Литве; в России произрастает на горных массивах и небольших возвышенностях северных регионов (Ижорская возвышенность (берег р. Луги у г. Кингисеппа [Ямбург]); Дудергофские высоты, Ленинградская обл.; всхолмленные, покрытые преимущественно сосновыми лесами равнины Ленинградской (Лужский р-н), Псковской и Новгородской областей; обрывистые песчаные холмы к юго-востоку от г. Онеги (оторванное местонахождение, самая северная точка ареала, 63°50′ с. ш., — «дер. Бирючевка Онежского у.»); Северный Урал (гора Денежкин Камень)), а также во всех областях к юго-западу от р. Волги. Восточный предел распространения вида — 54°в. д. — проходит по Бугурусланскому р-ну Оренбургской обл.

В Кавказском регионе *V. vindobonensis* является наиболее обычным видом родства *V. chamaedrys* и известен нам из всех его районов. Вид впервые отмечен на территории Азербайджана (г. Кусары и окр. г. Гянджи), Чеченской и Ингушской республик. Становящийся к югу очень редким *V. chamaedrys*, по-видимому, имеет южную границу своего распространения примерно на 41° с. ш., встречается в рос-

сийском Предкавказье и в Грузии (окр. г. Бакуриани, Абхазия) наряду с другими северными элементами флоры.

V. vindobonensis характеризуется комплексом мелких, но достаточно четких признаков, по которым отличается от *V. chamaedrys*. Он имеет более или менее гребенчато-рассеченные листья с простыми либо железистыми волосками 0.1—0.3 мм дл. на верхней и до 0.5 мм дл. на нижней сторонах пластинки, всегда голый между двумя четкими линиями волосков стебель и густое короткое опушение чашечки только железистыми волосками 0.1—0.3 (единичными 0.4) мм дл. и цветоножек — короткими курчавыми простыми и железистыми волосками до 0.3 мм дл. Напротив, *V. chamaedrys* s. str. имеет более или менее пильчато-зубчатые до надрезанно-зубчатых листья с простыми, очень редко железистыми волосками (0.3) 0.5—0.8 мм дл. на верхней и около 0.8 мм дл. на нижней сторонах пластинки, голый либо покрытый редкими волосками между двумя более широкими линиями волосков стебель, рассеянное, более длинное опушение чашечки железистыми волосками 0.3—0.6 (0.8) мм дл. (var. *chamaedrys*) либо простыми волосками 0.8—1.2 мм дл., иногда с примесью железистых волосков (var. *eglandulosa* M. Fisch. 1986 : 127, in clavi), а также опушение цветоножек с участием довольно длинных прямых железистых волосков более 0.3 мм дл.[1] Для обоих видов характерна значительная изменчивость формы и характера зубчатости листьев; достоверная идентификация вида по этим признакам нередко затруднительна. «Видовым радикалом» в данном случае оказывается совокупность признаков опушения соцветия и стеблевых листьев.

Необходимо отметить не упоминавшееся прежде присутствие железистых волосков на стеблевых листьях некоторых форм обоих рассматриваемых здесь видов. Верхние и средние стеблевые листья экземпляров *V. vindobonensis* из южной части ареала часто покрыты многочисленными короткими железистыми волосками, иногда и в опушении стебля присутствуют длинные железистые волоски. Аналогичные экземпляры встречаются и среди *V. chamaedrys*, возможно, на протяжении всего ареала (в LE хранится один гербарный лист из Великобритании: «Hallyards Castle Wood, near Kirkliston, Midlothian, 7 VI 1956, N X76, P. Green»). Данный признак выражен в различной степени и не скоррелирован с комплексом других морфологических признаков, поэтому обладающие им растения мы описываем далее в качестве разновидностей *V. chamaedrys* и *V. vindobonensis*.

Veronica chamaedrys L. var. subglandulosa Sennik. var. nov.

A varietate typico praesentia in foliis caulinis pilorum glanduliferum differt.

Typus: Ucrainia, «Kiev, silva Golosievensis, ad marginem silvis, 27 V 1944, Barbaritsch» (LE).

От типовой разновидности отличается присутствием железистых волосков на стеблевых листьях.

Тип: Украина, «Киев, Голосиевский лес, на лесной опушке, 27 V 1944, Барбарич» (LE).

Veronica vindobonensis (M. Fisch.) M. Fisch. var. omninoglandulosa Sennik. var. nov.

A varietate typico praesentia in foliis caulinis pilorum glanduliferum differt.

Typus: «Moldavia, distr. Kainary, st. Zloti, in querceto lucido, 25 IV 1948, A. Ivankov» (LE).

От типовой разновидности отличается присутствием железистых волосков на стеблевых листьях.

Тип: «Молдавия, Кайнарский р-н, ст. Злоти, в светлом дубовом лесу, 25 IV 1948, А. Иванков» (LE).

[1] Сравнительное описание видов составлено по гербарным материалам с привлечением литературных данных (Mirek, Fischer, 1986 : 122—123, tab. 3).

Разновидность *V. vindobonensis* var. *omninoglandulosa* связывает этот вид с произрастающим на Балканах *V. chamaedrys* subsp. *krumovii* D. Peev, которому свойственно густое опушение из длинных железистых волосков по всей окружности стебля.

В заключение следует упомянуть, что *V. vindobonensis* дважды был намечен к описанию как *V. sylvatica* Schrad. in sched. и *V. glabriuscula* Opiz, 1825, Naturalientausch, 9 : 111, nom. nud., n. v. (fide Ind. Kew. 1895, 4 : 1189) («In umbrosis Boemiae, Opiz» — LE), однако эти названия никогда не были действительно опубликованы, по-видимому, вследствие смешения этого вида с некоторыми формами *V. chamaedrys.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еленевский А. Е. Род Вероника — *Veronica* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 241—256.

Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев, 1990. 352 с.

Fischer M. A. Zur Cytotaxonomie von *Veronica chamaedrys* L., I: subsp. *vindobonensis* M. Fischer, eine neue, diploide Sippe // Österr. Bot. Zeitschr. 1970. Bd 118. H. 3. S. 206—215.

Fischer M. A. Zur Cytotaxonomie von *Veronica chamaedrys* L. agg., II: subsp. *micans* M. Fischer, subsp. nova, eine weitere diploide Sippe // Österr. Bot. Zeitschr. 1973. Bd 121. H. 1. S. 73—79.

Fischer M. A. *Veronica vindobonensis* M. Fischer (Zur Cytotaxonomie von *Veronica chamaedrys* L. agg., III) // Österr. Bot. Zeitschr. 1974. Bd 122. H. 3. S. 287—292.

Mirek Z., Fischer M. A. Additions to the ecogeography of *Veronica vindobonensis* with special reference to Poland. Cytotaxonomy of *Veronica chamaedrys* L. agg., IV // Phyton. 1986. Vol. 26. Fasc. 1. P. 107—129.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 X 1994

SUMMARY

Northern and eastern borders of distribution of *Veronica vindobonensis* species noted for Azerbaijan, Byelorussia, Latvia, Moldavia and Estonia, also for many regions of Russia for the first time are defined more exactly. Pattern of variability in *V. vindobonensis* and *V. chamaedrys* in discussed. Description of the new varieties are given.

УДК 581.5 : 582.951.6

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 5

Л. Н. Денисова

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *TRIFOLIUM REPENS* (*FABACEAE*) В РАЗЛИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

L. N. DENISOVA. THE SPATIAL AND AGE STRUCTURE OF *TRIFOLIUM REPENS* (*FABACEAE*) POPULATIONS IN DIFFERENT HABITATS

Проанализирована пространственная и возрастная структура 5 природных популяций клевера ползучего из контрастных местообитаний. В качестве единицы учета использована рамета, определяемая как верхушечная меристема со сформированной ею осью побега. Выявлены 2 типа пространственной структуры популяций — с высокой и низкой плотностью. Показано, что плотность распределения

рамет в пределах популяции не зависит от интенсивности ветвления клевера. Предложен показатель «число рамет на растение», как отражающий активность вегетативного размножения; для анализируемого материала он слабоизменчив и не подвержен сезонным и экотопическим изменениям.

Возрастные структуры 5 популяций значимо различаются; имеются неярко выраженные сезонные изменения. Как особенность возрастной структуры отмечено постоянное присутствие ювенильных и имматурных рамет вегетативного происхождения. Обсуждаются вопросы стратегии поведения вегетативно-подвижного многолетника и роль при этом вегетативного и генеративного размножения.

Изучению природных популяций клевера ползучего *Trifolium repens* L. посвящен значительный ряд исследований. Проводились оценка межпопуляционной изменчивости морфологических и биохимических признаков на протяжении всего ареала (Dadey, 1958; Devies, Norman, 1967), а также подробный анализ внутрипопуляционных связей (Turkington, Harper, 1979). В последние годы основным направлением работ является изучение механизмов возникновения и поддержания приспособленности популяций к локальным условиям произрастания (Николаевская, 1990; Chan, Burton, 1992).

На примере популяций клевера ползучего — вегетативно-подвижного многолетника — нам представлялось интересным изучить взаимосвязь популяционных характеристик и меняющихся условий местообитания, включив в анализ на первом этапе показатели плотности, онтогенетические показатели, два связанных с биомассой количественных признака, а в перспективе — генетические маркеры.

Материал и методика

С этой целью было подобрано 5 (по визуальным оценкам, контрастных) местообитаний клевера ползучего в окр. г. Пущино Московской обл. В местообитаниях, расположенных на расстоянии 1—7 км друг от друга, сделаны геоботанические описания (на участках, где встречается клевер) и почвенные прикопки. Результаты анализа почв и некоторые визуальные оценки приведены в табл. 1.

Каждое из 5 местообитаний выделяется на фоне других либо по степени увлажненности (популяция *2*), либо по особенностям почвы (*3*), либо по характеру рекреационной нагрузки (популяция *5*). При сравнении списков видов (мера флористического контраста) выявлено их различие в среднем на 77 %, что явилось подтверждением флористического разнообразия выбранных участков.

Каждая популяция имеет и свои фитоценотические особенности.

Популяция *1* расположена между колеями дороги, поэтому в окружении клевера ползучего преобладают типично придорожные виды: *Polygonum aviculare* L. s. l., *Achillea millefolium* L., а также *Festuca pratensis* Huds., *Poa pratensis* L.

Популяция *2* в фитоценотическом отношении наиболее гетерогенна. Она приурочена к склону, ландшафт которого сформировался при участии оползней и представлен серией микротеррас. Многочисленные террасные плато и скаты не одинаковы по трофности и увлажненности почвы, поэтому растительность на них также различна, хотя в целом это луговые сообщества, где в группе доминантов на террасах разных уровней встречаются *Festuca pratensis, Phleum pratense L., Poa pratensis, Dactylis glomerata L., Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Galium verum* L., *Trifolium pratense* L., *Alchemilla* sp., *Geranium pratense* L., *Festuca rubra* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub., *Elytrigia repens* (L.) Nevski., *Taraxacum officinale* Web. ex. Wigg., *Achillea millefolium, Ranunculus acris* L.

Ценотическое окружение клевера ползучего в популяции *3* весьма специфично. Выходы известняков и особая история флористического заселения стали причинами присутствия большого числа кальцефильных и степных видов (около 30 % видового состава), таких как *Anemone sylvestris* L., *Astragalus cicer* L., *Coronilla varia* L., *Ononis arvensis* L., *Phlomis tuberosa* L., *Salvia pratensis* L. и др., а также характерных видов сухих лугов: *Filipendula vulgaris* Moench., *Hieracium pilosella* L. и др.

Популяция *4* занимает обочины малоиспользуемой дороги в лесу с осиной

ТАБЛИЦА 1

Характеристика 5 местообитаний клевера ползучего

№ популяции	Положение в рельефе	Особенности увлажнения	Режим использования	Почвы
1	Плато верхней поймы	Заливной луг	Дорога на сенокосном лугу	Аллювиальная дерновая супесчаная насыщенная
2	Западный склон 3-й террасы	Выходы грунтовых вод	Сенокос	Аллювиальная дерновая глеевая среднесуглинистая
3	Южный склон 3-й террасы	Только атмосферное	Некосимый луг	Дерново-карбонатная типичная, легкосуглинистая на эллювии известняков
4	Плато верхней поймы	Атмосферное, редкозаливной участок	Лесная заброшенная дорога	Аллювиальная дерновая супесчаная
5	Береговой южный склон	Заливной луг, берег Оки	Пастбище	Аллювиальная дерновая глеевая супесчаная

Populus tremula L., липой сердцелистной *Tilia cordata* Mill., дубом обыкновенным *Quercus robur* L., с редким включением сосны *Pinus sylvestris* L. Травяной ярус в первой части популяции представлен *Aegopodium podagraria* L., *Carex pilosa* Scop., *Galium boreale* L., дальше по дороге их сменяют *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth и *Pulmonaria obscura* Dum. Клевер ползучий распространен по краю дороги и почти не заходит в лесные сообщества, но, несомненно, испытывает их влияние. Непосредственно клеверу сопутствуют в этой популяции *Poa pratensis, P. annua* L., *Plantago major* L., *Taraxacum officinale* Web. ex Wigg., *Elytrigia repens,* создавая разреженный растительный покров по обочинам и колеям дороги.

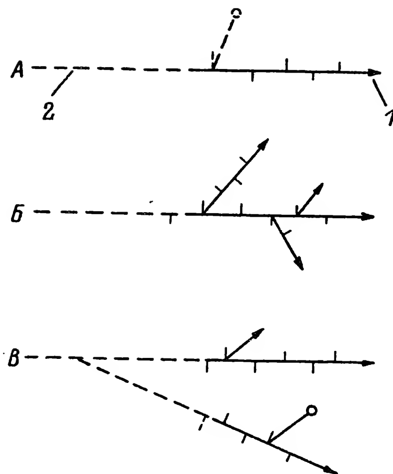
Растительность местообитания популяции *5* полностью определяется режимом его использования. В связи с активным выпасом скота в течение всего вегетационного сезона здесь произрастают *Agrostis stolonifera* L., *Potentilla anserina* Borkh., *Poa pratensis, Taraxacum officinale* Web. ex Wigg., *Achillea millefolium* L. Высота травостоя, как правило, не превышает 5—7 см. Как показатель начальных стадий пастбищной дегрессии встречается единично полынь полевая *Artemisia campestris* L.

Заложенные в 5 местообитаниях площадки рассчитаны на сборы в течение 8 разных сезонов, получаемая при этом оценка относится к одному и тому же пространственному элементу — популяции клевера ползучего. Всего осуществлено 4 сбора — летом и осенью 1991 г., весной и осенью 1992 г. Соответствующие даты сборов: 13—22 июля, 18 сентября—4 октября, 26 мая—8 июня, 25 сентября—8 октября. При каждом сборе в одной популяции закладывали постоянное число площадок (20—30) в зависимости от размера популяции. С площадки размером 20 × 20 см выкапывали все растения клевера. Особое внимание обращали на сохранение целостности наземных побегов. Несмотря на предосторожности при сборе, иногда не удавалось избегать разрывов. Для площадок, где разрывы не были случайными (на злаковой кочке, в плотной дерновине и т. п.), показатель «число растений» не рассматривается.

При работе с видами вегетативно-подвижной жизненной формы необходимо уточнить, что принимается за единицу учета признаков организменного уровня. Особенно это касается изучаемого вида, по характеристике Т. И. Серебряковой

Рис. 1. Некоторые типы растений клевера ползучего и выделяемые счетные единицы — раметы.

1 — верхушечная меристема; *2* — отжившая часть побега. Одно растение представлено: *А* — 1 раметой, *Б* — 4 раметами, связанными морфологически и физиологически, *В* — 3 раметами, морфологическая связь которых сохраняется, физиологическая утеряна.



(1981), «ползущего всем телом». Определив растения как морфологически целостные образования, находим, что они представлены и особями семенного происхождения (генетами), и потомками вегетативного размножения разной степени разветвленности. Первые (генеты) встречаются почти исключительно на участках с нарушенным растительным покровом. В длительно существующих ненарушаемых ценозах, выбранных нами для работы, исходные генеты давно распались, и клевер здесь представлен удлиненными плагиотропными побегами, нарастающими за счет верхушечной меристемы и активно образующими пазушные боковые побеги. С нашей точки зрения, морфологическая структура, отвечающая требованиям элементарной счетной единицы в популяционном анализе, для клевера ползучего может быть определена как верхушечная меристема со сформированной ею осью побега (рис. 1). Такую единицу мы называем раметой, отдавая себе отчет в том, что на некоторых этапах своего роста она не является самостоятельным элементом популяции.

В онтогенезе рамет по комплексу морфологических признаков выделяются 7 онтогенетических состояний, ключ для определения которых разработан М. М. Паленовой и уточнен на нашем материале (не опубликован). По соотношению в популяции рамет разных онтогенетических состояний построены возрастные спектры (Ценопопуляции..., 1976). Выделение онтогенетических состояний для рамет клевера ползучего затруднено тем, что его побег, нарастая со стороны верхушечной меристемы, постоянно отмирает с противоположного конца. По временно сохраняющемуся участку побега можно восстановить прошлое раметы не более чем за прошедшие полгода или год. При этом теряются и остатки генеративных побегов, закладывающихся в пазухах листьев, в результате чего раметы, в недавнем прошлом генеративные, отнесены нами к классу виргинильных. Возможно, однажды плодоносившие побеги имеют свой статус и свой путь дальнейшего развития в ценопопуляции, но наш анализ на основе морфологических признаков не позволяет этого зафиксировать.

Для группы виргинильных рамет, как наиболее многочисленной, измеряли длину черешка 2-го, полностью сформировавшегося листа и междоузлия за ним. Результаты анализа этих количественных признаков приведены в посвященной им статье (Денисова, 1993).

В работе применяли следующие статистические методы. При анализе распределений рамет по площадкам использовали критерий для сравнения медиан и критерий Уилкоксона—Манна—Уитни (Закс, 1976).

Связь между показателями «число рамет на площадку», «число растений на площадку» и «число рамет на растение» оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмэна (Закс, 1976). Для оценки характера распределения растений по площадкам вычисляли отношение дисперсии к среднему значению (Грейг-Смит, 1967). При сравнении возрастных спектров применяли критерий хи-квадрат (Закс, 1976).

Результаты и их обсуждение

Проведенные 4 сбора (летом и осенью 1991 г., весной и осенью 1992 г.) в 5 различающихся местообитаниях позволяют охарактеризовать экотопическую и сезонную динамику пространственной (по плотности распределения элементов) и возрастной структуры популяций клевера ползучего.

Пространственная структура. Плотность определялась по числу рамет на учетной площадке. Распределение рамет по площадкам для всех популяций во все сроки сбора характеризуется сильно вытянутыми «хвостами распределений». Это может отражать как высокую неоднородность заполнения пространства, свойственную видам-эксплерентам, так и зафиксированную нами на позднем этапе картину разрастания нескольких клонов, которые распространяются диффузными кольцами в направлении от исходного центра поселения и представляют собой в момент учета ряд размытых пятен, произвольно расположенных на территории.

Сравнение медиан (табл. 2) и диапазона изменчивости распределений рамет по площадкам показало, что в первые 3 срока сбора популяции группируются в 2 блока — с низкой (популяции *3, 4*) и высокой (популяции *1, 2, 5*) плотностью. Популяция *5* занимает иногда промежуточное положение. Группировка изменилась осенью 1992 г., когда из-за сильного летнего выгорания на большей части площадок популяций *1, 5* клевер обнаружен не был, высокая плотность популяций резко снизилась. Прежнюю плотность сохранили популяции, находящиеся в условиях, относительно благоприятных в случае засухи. Так, популяция *2* расположена вблизи от выхода грунтовых вод, популяция *3* — в травостое, не подвергающемся выпасу или скашиванию, популяция *4* — под пологом леса.

Число рамет на площадке определяется двумя величинами — числом растений на площадке и числом рамет на растение. Числа рамет и растений на площадке тесно скоррелированы: коэффициент ранговой корреляции Спирмэна для медиан этих двух показателей, вычисленный в разные сборы для всех популяций, равен 0.87 ($P < 0.001$), в то время как оба этих показателя не коррелируют с числом рамет на растение ($r = 0.11—0.35$; $P > 0.1$). Таким образом, число рамет на площадке определяется в основном числом растений, а не степенью их разветвленности. Медианы распределений числа рамет на растение варьируют в узких пределах — 1—4, хотя у отдельных растений число рамет может достигать десятков, а максимально наблюдавшееся нами равно 56. Показатель «число рамет на растение» можно использовать как характеристику активности вегетативного размножения клевера ползучего. Число рамет на растение варьирует в разные сезоны и в разных экотопических условиях меньше, чем число рамет (соответственно растений) на площадке. Растения распределены по площадкам явно не случайно: во всех популяциях во все сроки наблюдений дисперсия больше среднего значения (1.1—26.2).

Онтогенетическая изменчивость. При сравнении возрастных спектров выявлены различия как между популяциями, так и в пределах одной популяции в разные сезоны ($P < 0.001$). Разнообразие условий произрастания, время года, климатические факторы отражаются на демографическом поведении клевера ползучего. Однако проследить за какой-либо тенденцией возрастной динамики не удается. В качестве примера на рис. 2 приведены возрастные спектры популяций *2, 4, 5*. Более выровнены относительно друг друга в разные сроки сбора частоты возрастных классов в популяции *5*. Возможно, это является следствием влияния выпаса, при котором некоторая доля виргинильных рамет постоянно отторгается, что стимулирует вегетативное размножение с образованием ювенильных и имматурных рамет.

В сезонной изменчивости можно отметить пик виргинильных рамет весной 1992 г., объясняющийся тем, что многие ювенильные и имматурные осенью раметы после перенесенной зимы перешли в группу виргинильных, а новообразование ювенильных и имматурных рамет еще не началось.

ТАБЛИЦА 2

Медианы распределений числа рамет по площадкам

№ популяции	1991 г.		1992 г.	
	лето	осень	весна	осень
1	21.0	39.0	15.5	0
2	16.5	24.5	10.0	15.5
3	4.5	7.5	5.5	3.5
4	3.5	5.0	0.5	2.0
5	9.5	30.5	9.5	0

Обсуждая возрастные спектры, необходимо отметить постоянное присутствие ювенильных и имматурных групп. Они в среднем составляют до 40 % всех рамет. Этот факт вновь демонстрирует постоянство и интенсивность вегетативного размножения в течение сезона почти вне зависимости от условий среды. В то же время генеративное размножение имеет четко выраженную периодичность. Нами отмечалось по две волны цветения в год. К сожалению, ни один из сборов не удалось приурочить к этому времени, поэтому классы генеративных рамет так малочисленны в представленных спектрах.

Переход в субсенильное состояние — достаточно редкое событие, и за ним не всегда следует элиминация раметы. При локальном улучшении условий произрастания такие раметы могут вернуться в виргинильное, а возможно, и в генеративное состояние. Более частая гибель рамет происходит на ювенильных и имматурных стадиях, когда выбранное направление оказывается неблагоприятным для роста.

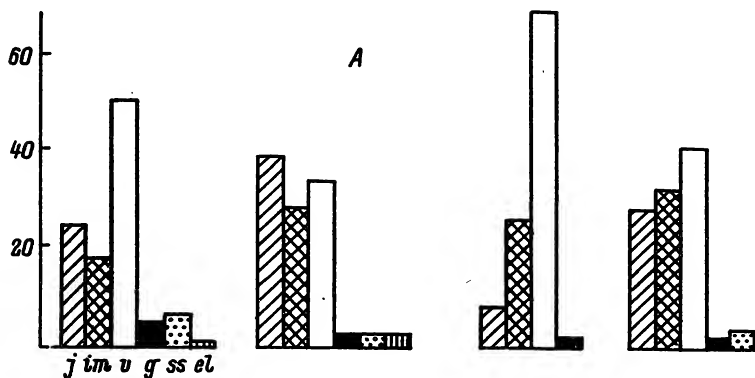
Наши данные не позволяют обсуждать относительный вклад генеративного и вегетативного размножения в поддержание видовых популяций клевера ползучего. Однако на основе представленных и известных из литературы сведений о неприживаемости проростков клевера в клеверной дернине (Turkington, Harper, 1979) можно сделать предположение, что вегетативное размножение способствует удержанию и распространению по территории, а генеративное за счет мощного банка семян служит захвату новых территорий, как правило, при нарушении там растительного покрова.

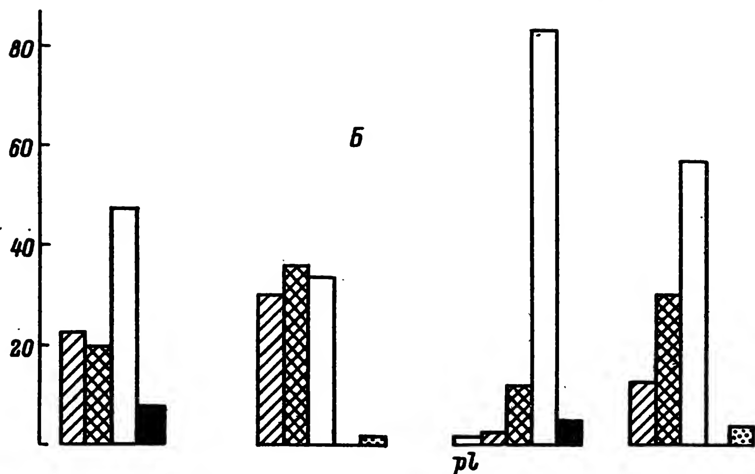
При сопоставлении достаточно однообразных гистограмм возрастных спектров с плотностями популяций в соответствующие сборы не обнаружено какой-либо взаимосвязи возрастной динамики и плотности.

Проанализированные для 5 описываемых популяций длина черешка и длина междоузлия, коррелирующие с биомассой (Денисова, 1993), не позволяют установить их взаимосвязь с плотностью. Исключение составляет летнее выгорание 1992 г., которое привело, с одной стороны, к снижению плотности, с другой — к уменьшению длины черешка и длины междоузлия. Таким образом, при изученных нами невысоких плотностях популяций рассматриваемые количественные признаки, а с ними и биомасса более подвержены влиянию условий среды, растительного окружения, чем сами значения плотности популяций.

В дальнейшем планируется на материале из тех же местообитаний провести исследование генотипической изменчивости клевера ползучего по полиморфному локусу лейцинаминопептидазы, а также выделить генетическую и средовую компоненты изменчивости в ходе эксперимента по проращиванию семян на контрастных фонах при посемейном анализе материала.

Автор выражает благодарность М. М. Паленовой за методические рекомендации и чуткое отношение.





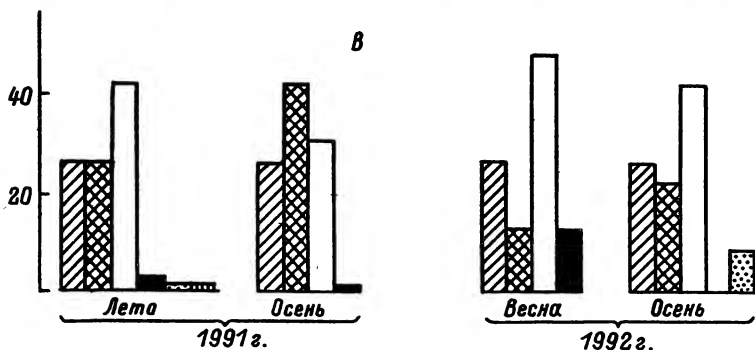


Рис. 2. Возрастные спектры клевера ползучего.

Популяции: *А* — *2*, *Б* — *4*, *В* — *5*. Онтогенетические классы: *pl* — проростки, *j* — ювенильные, *im* — имматурные, *v* — виргинильные, *g* — генеративные, *ss* — субсенильные, *el* — элиминирующие. По осям ординат — количество растений, %.

Настоящая работа выполнена при частичном финансировании государственных научных программ «Приоритетные направления генетики» и «Университеты России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 260 с.

Денисова Л. Н. Размерная изменчивость клевера ползучего (*Trifolium repens* L.) в различных местообитаниях // «Популяционная биология растений и популяционная концепция в ценологии». М., 1993.

Закс Л. Статистическое оценивание. М., 1976. 598 с.

Николаевская Е. В. Изменчивость морфолого-анатомических признаков строения листа экотипов *Trifolium repens* L. в связи с вертикальной зональностью // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Биология. 1990. Вып. 4. С. 33—44.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземноползучих трав // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 161—178.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. 216 с.

Chan J. W. Y., Burton R. S. Variation in alcohol dehydrogenase activity and flood tolerance in white clover. *Trifolium repens* // Evolution. 1992. Vol. 46. N 3. P. 721—734.

Dadey H. Gene frequencies in wild population of *Trifolium repens.* III. World distribution // Heredity. 1958. Vol. 12. P. 169—181.

Devies E. W., Norman Y. R. The characteristics of european, mediterranean and other populations of white clover (*Trifolium repens* L.) // Euphytica. 1967. Vol. 16. N 3. P. 330—340.

Turkington R., Harper J. L. The growth, distribution and neighbor relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I—IV // J. Ecol. 1979. Vol. 67. P. 201—254.

Санкт-Петербургское общество естествоиспытателей

Получено 26 XII 1994

SUMMARY

The spatial and age structure of five natural populations of *Trifolium repens* from constant habitats were analysed. The ramet defined as apical meristem together with monopodial shoot formed by this meristem was taken as population element. The analysis of density distribution of ramets revealed two groups of populations: with low and high density. Density of ramets did not depend on branching activity of plants. The number of ramets per plant was suggested as the vegetative reproduction activity index. The index had low variability and weakly depended on seasons and ecotopes.

The age structure of five populations from contrast habitats was significantly variable with weak seasonal dynamics within populations. Constant presense of juvenile and immature classes of vegetative reproduction is noted as a pattern of the age structure. The land-creeping plants behaviour strategy and role of vegetative and generative reproduction is discussed.

УДК 581.553 : 581.526.533(571.511)

Л. Л. Заноха

КЛАССИФИКАЦИЯ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР: АССОЦИАЦИЯ SAXIFRAGO HIRCULI—POETUM ALPIGENAE

L. L. ZANOKHA. CLASSIFICATION OF MEADOW COMMUNITIES OF THE TUNDRA ZONE IN THE TAIMYR PENINSULA: THE ASSOCIATION SAXIFRAGO HIRCULI—POETUM ALPIGENAE

Приведены полные списки видов и подробная характеристика ассоциации Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae. Ассоциация распространена преимущественно в подзоне арктических тундр, где она замещает основной луговой синтаксон Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici (Заноха, 1993). Для нее характерны неполная сомкнутость (70—80 %) и низкая продуктивность травяного яруса. Основными доминантами являются арктический и арктоальпийский злаки *Alopecurus alpinus* и *Poa alpigena*.

По строению травостоя и почвенно-экологическим условиям она напоминает некоторые варианты пустошных с кустарничками лугов бореальной зоны. В соответствии с флористическими различиями ассоциация подразделена на 2 викарианта — saxifragosum cespitosae и equisetosum borealis.

В предыдущей статье (Заноха, 1993) были рассмотрены условия, необходимые для формирования луговой растительности в тундровой зоне, и дана подробная характеристика ассоциации Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici. Ареал ее распространения связан со сравнительно умеренно экстремальными районами полуострова — подзонами южных и типичных тундр. В подзоне арктических тундр она замещается ассоциацией Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae.[1] По строению травостоя, присутствию (иногда обильному) кустарничков (*Dryas punctata*,[2] *Salix polaris*), продуктивности, почвенно-экологическим условиям ассоциация напоминает некоторые варианты пустошных лугов бореальной зоны (Шенников, 1938). Последние, как правило, возникают на месте суходольных лугов при неправильной их эксплуатации. В условиях Крайнего Севера появление лугов такого типа связано с ухудшением общеклиматической обстановки.

Ассоциация Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae ass. nov.

Состав. Дифференцирующая комбинация видов включает в себя *Alopecurus alpinus, Poa alpigena, Saxifraga hirculus, Draba glacialis, Taraxacum arcticum* (см. таблицу). Из них первые 3 распространены в широком спектре местообитаний — от различного рода депрессий до водораздельных увалов. Напротив, *Draba glacialis* и *Taraxacum arcticum* предпочитают дренированные биотопы в долинах рек и распадков. Довольно высокое постоянство, а иногда и обилие имеют *Festuca cryophila, Polygonum viviparum, Myosotis asiatica, Ranunculus borealis* — виды дифференцирующей комбинации синтаксона более высокого уровня (Заноха, 1993). Присутствие их в составе данной ассоциации указывает на ее связи с основным луговым синтаксоном Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici. Всего в ассоциации отмечено 60 видов цветковых. В отдельных сообществах независимо от подзоны встречается в среднем 25—27 видов.

Структура. Для сообществ характерен довольно сомкнутый покров из злаков с примесью разнотравья. Проективное покрытие цветковыми до 80 %. Доминируют *Poa alpigena, Alopecurus alpinus, Draba glacialis, Saxifraga hirculus* (рис. 1). На севере подзоны типичных тундр в заметном обилии может расти *Equisetum arvense* subsp. *boreale.* Вертикальное строение травостоя в зависимости от подзоны 1—2-ярусное. Высота вертикального профиля 15—25 см. Горизонтальное сложение неравномерное, что в первую очередь связано с неровной поверхностью склона. Последняя сложена небольшими округлыми бугорками. К бугоркам тяготеют злаки и хвощ; разнотравье чаще поселяется в понижениях между ними. Кроме того, горизонтальная неоднородность усиливается за счет растений, которые растут небольшими куртинками или скоплениями и придают покрову еще более рельефный характер. Почти сплошной моховой покров толщиной 5—7 мм состоит из *Drepanocladus uncinatus*,[3] *Polytrichum alpinum* с примесью видов родов *Bryum, Pohlia.* Основная масса растений цветет во второй половине июля.

Экология. В центральной части своего ареала сообщества ассоциации чаще всего приурочены к южным склонам речных долин и оврагов, морских террас.

---

[1] Ассоциация выделена на основе принципов школы Браун-Бланке (Becking, 1957; Westhoff, van der Maarel, 1973). Названия синтаксона и его географических подразделений даны по работе J. Barkman с соавт. (1986), определение терминов — по работам R. Becking (1957) и Я. Баркман (1991).

[2] Латинские названия сосудистых растений приведены по «Арктической флоре СССР» (1960—1987), в некоторых случаях — по сводке С. К. Черепанова (1981).

[3] Латинские названия мхов приведены по «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» (Абрамова и др., 1961).



Рис. 1. Общий вид сообщества ассоциации Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae в подзоне арктических тундр (пос. Диксон).

Глубина почвенного профиля 80—100 см. Суточный ход температур выражен только в теплые дни. Почвы тяжелосуглинистые, но могут содержать довольно значительный процент гумуса и азота, что обусловлено, с одной стороны, слабой минерализацией органических остатков, с другой — влиянием леммингов, активно заселяющих эти биотопы.

Распространение. К ассоциации отнесены сообщества из окр. пос. Диксон, часть сообществ из районов устьев рек Убойной и Рогозинки, среднего течения р. Ленивой (рис. 2), предположительно сообщества южных склонов из района бухты Марии Прончищевой (Матвеева, 1979).

Ареал ассоциации охватывает значительную территорию на западе п-ова Таймыр — от подзоны арктических до северной части подзоны типичных тундр, что определяет варьирование ее видового состава. На основании флористических различий ассоциация подразделена на 2 географически замещающих друг друга викарианта — equisetosum borealis и saxifragosum cespitosae (Баркман, 1990).

Ассоциация Saxifrago

Названия синтаксонов	Викарианты									
	equisetosum borealis (I)									
Номер описания	1	2	7	8	9	10	26	Б	С	Д
Проективное покрытие цветковыми, %	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70
Высота травяного яруса, см	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20
Число видов в сообществе	26	25	29	27	27	26	26	28	28	28
Диагностическая комбинация видов ассоциации										
Poa alpigena s.l.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Alopecurus alpinus	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+
Draba glacialis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Saxifraga hirculus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Taraxacum arcticum	+	+	+	·	·	·	·	+	·	·
Диагностическая комбинация видов										
Festuca cryophila	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Polygonum viviparum	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1
Myosotis asiatica	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1
Ranunculus borealis	+	+	+	+	·	+	r	·	r	1
Диагностическая комбинация видов										
Equisetum arvense subsp. *boreale*	2	2	2	2	2	2	3	3	3	4
Saxifraga nelsoniana	·	r	+	+	+	+	1	1	+	+
Senecio resedifolius	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lagotis minor	+	·	+	+	+	+	+	+	1	1
Valeriana capitata	+	·	+	+	·	+	+	r	·	+
Nardosmia gmelinii	·	·	·	+	+	+	+	+	+	+
Luzula confusa	·	·	r	·	r	·	+	+	+	+
Poa arctica	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·
Salix lanata s.l.	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·
Cerastium regelii	+	+	+	+	+	·	·	·	·	·
Saussurea tilesii	·	·	·	+	+	·	·	1	1	·
Oxyria digyna	+	r	+	+	·	·	·	·	·	·
Stellaria ciliatosepala	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+
Draba alpina	·	·	·	·	·	·	r	r	r	r
Arctagrostis latifolia	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+
Astragalus alpinus subsp. *arcticus*	·	·	·	·	1	+	·	·	·	·
Artemisia tilesii	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·
Astragalus umbellatus	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·

hirculi—Poetum alpigenae

										Постоянство видов варианта I	Постоянство видов варианта II
saxifragosum cespitosae (II)											
1	2	3	4	5	6	7	8	10	12		
70	80	80	70	70	80	70	70	70	80		
20–25	20–25	20–25	15–20	20–25	20–25	20–25	20–25	15–20	20–25		
25	24	28	26	23	26	25	24	24	25		
Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae											
3	2	2	2	3	3	2	2	+	2	V^{1}	V^{+-3}
2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	V^{+-1}	V^{2-3}
2	1	1	2	2	2	1	+	1	1	V^{+}	V^{+-2}
1	1	2	1	2	2	2	2	2	2	V^{+}	V^{+-2}
+	·	+	+	r	+	+	+	+	+	II^{+}	V^{+-r}
синтаксона выше ассоциации											
+	3	3	3	2	2	3	2	+	2	V^{+-1}	V^{+-3}
+	+	+	+	+	+	+	2	1	2	V^{+-1}	V^{+-2}
+	+	+	+	1	2	2	2	2	2	V^{+-1}	V^{+-2}
·	r	r	r	·	r	·	·	·	·	V^{r-1}	II^{r}
варианта equisetum borealis											
				+						V^{2-4}	I^{+}
										V^{r-1}	
										V^{+}	
										V^{+-1}	
										IV^{r-+}	
										IV^{+}	
										III^{r-+}	
										III^{+}	
										III^{+}	
										III^{+}	
										II^{+-1}	
										II^{r-+}	
										II^{+}	
										II^{r}	
										I^{+}	
										I^{+-1}	
										I^{+}	
										I^{+}	

Названия синтаксонов	Викарианты									
	equisetosum borealis (I)									
Номер описания	1	2	7	8	9	10	26	Б	С	Д
Проективное покрытие цветковыми, %	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70
Высота травяного яруса, см	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20	15–20
Число видов в сообществе	26	25	29	27	27	26	26	28	28	28
Диагностическая комбинация видов										
Draba subcapitata										
Deschampsia borealis										
Saxifraga cespitosa			·							
Pedicularis sudetica subsp. *interioroides*			+							
Cochlearia arctica										
Potentilla hyparctica										
Saxifraga oppositifolia	r									
Festuca brachyphylla										
Draba oblongata										
Прочие										
Salix polaris	1	1	+	+	+	+	2	2	2	1
Saxifraga cernua	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lloydia serotina	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pedicularis oederi	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Saxifraga hieracifolia	r	r	+	r	r	+	+	+	+	+
Saxifraga nivalis	r	r	+	r	r	·	r	r	r	r
Dryas punctata	+	+	·	·	r	r	2	2	2	1
Eutrema edwardsii	·	·	+	r	r	r	1	+	1	+
Gastrolychnis apetala			·	r	·	r	+	+	+	+
Parrya nudicaulis	·	·	·	·	·		1	1	+	+
Juncus biglumis	+	+	+	+	+	·	·	·	·	·
Papaver polare	·	·	r	·	r	r		r	r	r
Stellaria crassipes		+	+	+	·	·		·	·	·

Примечание. Римскими цифрами указан класс постоянства; «r», «+» и арабскими цифрами обозначены их споровый компонент не учитывался, так как моховой покров сильно угнетен, лишайники единичны.

										Постоянство видов викарианта I	Постоянство видов викарианта II
saxifragosum cespitosae (II)											
1	2	3	4	5	6	7	8	10	12		
70	80	80	70	70	80	70	70	70	80		
20–25	20–25	20–25	15–20	20–25	20–25	20–25	20–25	15–20	20–25		
25	24	28	26	23	26	25	24	24	25		
викарианта saxifragosum cespitosae											
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	V^{+}
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	V^{+}
1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	V^{+-1}
r	+	+	+	r	+	r	+	+	+	I^{+}	V^{r-+}
r	·	+	+	+	+	+	+	+	+	·	V^{r-+}
+	+	r	·	·	r	+	+	+	+	·	IV^{r-+}
+	+	+	+	r	+	·	·	·	r	I^{r}	IV^{r-+}
·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	II^{+}
·	·	r	r	·	·	·	·	·	·	·	I^{r}
виды											
1	2	2	2	2	+	+	+	1	+	V^{+-2}	V^{+-2}
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V^{+}	V^{+}
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V^{+}	V^{+}
+	+	+	r	+	+	1	+	+	+	V^{+}	V^{r-1}
+	·	+	r	r	·	r	+	+	·	V^{r-+}	IV^{r-+}
+	+	+	+	+	+	·	+	+	+	V^{r-+}	V^{+}
+	1	1	r	·	r	+	+	+	+	IV^{r-2}	V^{r-1}
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV^{r-1}	V^{+}
·	·	r	·	·	r	r	·	·	·	III^{r-+}	II^{r}
·	·	·	·	·	·	+	·	+	r	II^{+-1}	II^{r-+}
+	r	·	r	+	r	+	+	+	+	III^{+}	V^{r-+}
+	+	+	+	+	1	1	+	·	+	III^{r}	V^{+-1}
+	+	+		·	+	+	+	r	+	II^{+}	IV^{r-+}

покрытие и обилие по шкале Браун-Бланке, точкой — отсутствие вида. При выделении синтаксонов

Рис. 2. Схема зонального деления п-ова Таймыр (по: Чернов, Матвеева, 1979) с расположением пунктов исследований.

I — лесотундра; подзоны тундр: *II* — южных, *III* — типичных, *IV* — арктических; *V* — зона полярных пустынь. Пункты исследования: *1* — пос. Кресты, *2* — устье р. Рогозинки, *3* — среднее течение р. Сырадасай, *4* — бухта Ефремов Камень, *5* — пос. Диксон, *6* — устье р. Убойной, *7* — среднее течение р. Ленивой, *8* — пос. Тарея.

Викариант equisetosum borealis

Состав. Дифференцирующими видами являются *Artemisia tilesii, Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, A. umbellatus, Cerastium regelii, Draba alpina, Equisetum arvense* subsp. *boreale, Lagotis minor, Luzula confusa, Nardosmia gmelinii, Oxyria digyna, Poa arctica, Salix lanata, Saxifraga nelsoniana, Saussurea tilesii, Senecio resedifolius.* Почти все из перечисленных видов имеют оптимум распространения в центральной части тундровой зоны п-ова Таймыр.

Структура. Проективное покрытие травяного яруса до 70 %, высота вертикального профиля 20—25 см. Характерно высокое обилие *Equisetum arvense* subsp. *boreale.* В моховом покрове преобладают *Drepanocladus uncinatus,* виды родов *Bryum, Pohlia.*

Экология. Сообщества спорадически встречаются на восточных и северо-восточных склонах байджарахов в верховьях распадков, где мощность снежного покрова может достигать 1 м. Снег сходит в начале июля, вследствие чего почвы (по механическому составу — тяжелый суглинок) довольно длительное время бывают влажными. Глубина протаивания мерзлоты 90—100 см.

Распространение. Сообщества обычны в районе устья р. Рогозинки (северная полоса подзоны типичных тундр) (рис. 2), единичны в окр. пос. Диксон (южная часть подзоны арктических тундр).

Викариант saxifragosum cespitosae

Состав. От предыдущего викарианта дифференцируется группой видов, в своем распространении тяготеющих к подзоне арктических тундр: *Cochlearia arctica, Deschampsia borealis, Draba subcapitata, Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides, Potentilla hyparctica, Saxifraga cespitosa, S. oppositifolia* (см. таблицу). Ни один из видов не достигает заметного обилия.

Структура. Проективное покрытие цветковыми 70—80 %. Высота травостоя 20—25 см, доминируют злаки. Горизонтальное сложение сообществ мозаичное. Выделяются 2 микрогруппировки — злаковая (*Alopecurus alpinus, Poa alpigena*) на бугорках и разнотравная (*Draba glacialis, Saxifraga hirculus, Myosotis asiatica*) в понижениях между бугорками. Моховой покров толщиной 2—5 мм, не сомкнут и состоит в основном из *Drepanocladus uncinatus, Polytrichum alpinum*, видов родов *Bryum, Pohlia*. Преобладают растения, цветущие во второй половине июля. Величина годового прироста цветковых 146 г/м^2 (Чернов и др., 1983).

Экология. Наиболее часто сообщества викарианта встречаются на байджарахах, расположенных вдоль южного склона морской террасы. Глубина сезонного протаивания мерзлоты 80—90 см. Почвы тяжелосуглинистые, довольно хорошо гумусированные, богатые минеральными элементами и азотом, что, по-видимому, связано с деятельностью леммингов; pH почвы 7.3—8.3.

Распространение. Сообщества встречаются в окр. пос. Диксон, в устье р. Убойной (южная часть подзоны арктических тундр) (рис. 2).

Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae — наиболее северный вариант лугов, встречающихся в тундровой зоне п-ова Таймыр. Ассоциация распространена преимущественно в подзоне арктических тундр, хотя изредка ее сообщества могут быть встречены и южнее, в подзоне типичных тундр. Высокоширотный ареал синтаксона определяет многие черты состава и структуры травяного яруса. По сравнению с ассоциацией Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici, которая, как было показано ранее (Заноха, 1989, 1993), по основным своим параметрам близка к лугам в других, более южных зонах и в связи с этим может служить своеобразным эталоном лугов в Арктике, рассматриваемая ассоциация утрачивает многие черты, свойственные сообществам лугового типа. Для нее характерны меньшая сомкнутость и плотность травостоя и вследствие этого более низкая его продуктивность. Среди растений, слагающих травяной ярус, преобладают виды с широким экологическим диапазоном, т. е. заселяющие и другие биотопы. Из видов, которые можно рассматривать как луговые (в понимании А. П. Шенникова, 1941), здесь встречаются только *Festuca cryophila, Myosotis asiatica, Polygonum viviparum, Ranunculus borealis*. Однако они довольно редко достигают в сообществах заметного обилия. Основными доминантами ассоциации являются арктический и арктоальпийский злаки *Alopecurus alpinus* и *Poa alpigena*. Бобовые (*Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, A. umbellatus, Hedysarum hedysaroides*) и многочисленные виды разнотравья (*Cerastium maximum, Polemonium boreale, Pachypleurum alpinum, Valeriana capitata, Arnica iljinii, Tanacetum bipinnatum* и др.), столь типичные для ассоциации Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici, в ней отсутствуют. Вместо них поселяются *Parrya nudicaulis, Saxifraga hirculus, Pedicularis oederi, Papaver polare* и др., распространенные в подзоне арктических тундр в довольно широком спектре сообществ. Преимущественно это стержнекорневые и короткокорневищные растения, проникновение которых на луга связано с уменьшением сомкнутости травостоя. В местах, расположенных непосредственно вблизи от моря и вследствие этого оказывающихся в зоне влияния морского прибоя, к перечисленным выше растениям добавляется факультативный галофит *Cochlearia arctica*. В целом же ценотическая роль разнотравья невелика, хотя во время цветения они придают сообществам красочный вид.

Весьма примечательным является преобладание на лугах подзоны арктических

тундр злаков. В подзонах южных и особенно типичных тундр, где луга представлены наиболее разнообразно, злаки в структуре луговых ценозов играют второстепенную роль, несмотря на то что общеклиматическая обстановка и экологические условия в этих подзонах более благоприятны для их роста. Доминантами здесь являются бобовые, которые оказываются ценотически более активными на бедных азотом тундрово-дерновых почвах. В подзоне арктических тундр бобовые, как более требовательные к температурному режиму, выпадают из состава лугов, а их место занимают злаки, чему в немалой степени способствует и активное осваивание этих биотопов леммингами. Удобряя и разрыхляя почву, они способствуют разрастанию злаков. Таким образом, в условиях повышенной экстремальности среды обитания еще одним важным фактором формирования сообществ лугового типа становится зоогенное воздействие.

Южная граница ассоциации Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae проходит вдоль северной полосы подзоны типичных тундр. Здесь ассоциация представлена географическим викариантом equisetosum borealis. Распространены сообщества викарианта нерегулярно и в довольно специфических местообитаниях — на восточных и северо-восточных склонах верховьев долин распадков. Участки эти освобождаются от снега в начале июля, и почва довольно долго сохраняет повышенную влажность, которая поддерживается, с одной стороны, за счет стока осадков с водоразделов, с другой — благодаря экспозиции склонов, не благоприятствующей активному испарению влаги. Таким образом, можно предположить, что по условиям увлажнения и температурному режиму почв эти биотопы сходны с теми местообитаниями, которые ассоциация занимает севернее.

Своеобразие лугам ассоциации Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae в подзоне типичных тундр придает хвощ *Equisetum arvense* subsp. *boreale,* который в некоторых сообществах может достигать заметного обилия и даже создавать фон. Изредка по краю сообществ могут также встречаться растения, характерные для ассоциации Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici (*Astragalus umbellatus, A. subpolaris* subsp. *arcticus* и др.; см. таблицу). Но в целом луга ассоциации Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae в этой части тундровой зоны сохраняют основные черты состава и строения, свойственные ее сообществам на основной территории ареала — в подзоне арктических тундр.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.—Л., 1961. 716 с.

Арктическая флора СССР. Т. 1—10. М.—Л., 1960—1987.

Баркман Я. Концепция ассоциации в фитоценологической школе Браун-Бланке // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1209—1220.

Баркман Я. Верность и характерные виды: критическая оценка // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 936—949.

Заноха Л. Л. Луговые сообщества тундровой зоны (на примере Таймыра): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 18 с.

Заноха Л. Л. Классификация луговых сообществ тундровой зоны полуострова Таймыр: ассоциация Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 110—121.

Матвеева Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 78—109.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166—200.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Опыт изучения прироста цветковых растений в сообществах Таймыра // ДАН СССР. 1983. Т. 272. Вып. 4. С. 999—1002.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.—Л., 1938. Т. 1. С. 429—647.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 502 с.
Barkman J. J., Moravec J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. 1986. Vol. 67. N 3. P. 145—158.
Becking R. The Zurich—Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. N 7. P. 411—488.
Westhoff V., van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation science. V. Ordination and classification of communities. The Hague, 1973. P. 617—726.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 VII 1994

SUMMARY

Association Saxifrago hirculi—Poetum alpigenae ass. nov. occurs in the arctic tundra subzone of Taimyr Peninsula. It replaces along latitudinal gradient the association Pediculari verticillatae—Astragalum arctici (Zanokha, 1993), which is widely distributed in two more southern subzones. The main dominants are arctic grass *Alopecurus alpinus* and arctic-alpine grass *Poa alpigena.* The plant stands of this association are characterized by low productivity and the cover about 70—80 %. Their vegetation structure and soil cover are close to poor grasslands in boreal zone. Two vicariants are distinguished according to the floristic differences: saxifragosum cespitosae vic. nov. and equisetosum borealis vic. nov.

УДК 581.524.342 : 581.526.426.2

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 5

В. В. Горшков, И. Ю. Баккал, Н. И. Ставрова

ВОССТАНОВЛЕНИЕ НИЖНИХ ЯРУСОВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА ПОСЛЕ ПОЖАРОВ[1]

V. V. GORSHKOV, I. Yu. BAKKAL, N. I. STAVROVA. THE RECOVERY OF ON-SOIL VEGETATION AND LITTER IN SCOTS PINE FORESTS OF THE KOLA PENINSULA AFTER FIRES

Изучен процесс восстановления и получены оценки времени стабилизации подчиненных ярусов и органогенного горизонта почв северотаежных лишайниковых сосновых лесов после низовых пожаров. Представлены данные, полученные в 5 фоновых районах Кольского п-ова на 22 пробных площадях в сообществах с давностью пожара от 0 до 210 лет. Исследованы проективное покрытие и высота видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов, плотность особей полога подроста, толщина лесной подстилки. Время полной стабилизации изученных лесов, т. е. давность пожара, начиная с которой сообщества можно рассматривать как стационарные (климаксовые), оценено по времени полной стабилизации проективного покрытия и видовой структуры подчиненных ярусов: оно составляет 120—140 лет после пожара. На основании сопоставления изложенных в статье данных с данными других исследователей показано, что полученное время стабилизации является фундаментальной характеристикой бореальных лесных сообществ и не зависит от типа сообществ и их географического положения.

Время восстановления растительного покрова после прекращения возмущения (время стабилизации или время релаксации) является его фундаментальной характеристикой. Изучение процесса стабилизации позволяет определить характер и скорость отклика различных компонентов экосистем на внешние возмущения. Одним из способов оценки времени их стабилизации является изучение процесса восстановления экосистем после низовых пожаров.

---

[1] Работа получила финансовую поддержку Министерства охраны природы и природных ресурсов (грант ЭБР № 1.3.11), краткосрочной и долгосрочной (грант № R2Y000) программ грантов Международного научного фонда, организованного Дж. Соросом.

Важно отметить, что сообщества на разных стадиях восстановления не только обладают разными средними характеристиками, но и различаются по реакции на внешние возмущения: наиболее чувствительными являются сообщества и их компоненты в климаксовых лесах (Горшков, Ярмишко, 1990; Горшков, 1993). Поэтому в настоящее время при большом антропогенном воздействии на биоту знание времени стабилизации сообществ после внешних возмущений — времени давности нарушения (пожара), начиная с которого бореальные лесные сообщества можно рассматривать как стационарные (климаксовые), становится очень важным для правильной интерпретации результатов исследований.

Основная задача данной работы — получение оценок времени стабилизации различных компонентов экосистем бореальных лесов на примере лишайниковых сосновых лесов Кольского п-ова.

Объекты и методы

В настоящем исследовании анализируются характеристики восстановления подчиненных компонентов сосновых лесов Кольского п-ова, расположенных между 67°40′—68°00′ с. ш. и 30°50′—34°50′ в. д.

Исследования выполнены в 5 фоновых районах Кольского п-ова, находящихся на расстоянии 30—50 км от крупных (с населением более 10 тыс. человек) населенных пунктов. Согласно данным В. Ш. Баркана с соавт. (Баркан, 1992; Barkan et al., 1993), в исследованных районах уровни загрязнения серой и тяжелыми металлами (основными загрязнителями на Кольском п-ове) не превышают фоновый.

В результате пожаров в сухих сосновых лесах происходит полное уничтожение нижних ярусов, в то время как древесный ярус может повреждаться по-разному в зависимости от возраста, интенсивности повреждения предыдущим пожаром и его давности (Мелехов, 1948; Войнов, Софронов, 1976; Михель, 1984). И. С. Мелехов (1948) выделил три принципиально различающихся по характеру последующего восстановления древесного яруса (и наиболее распространенных) типа сохранности древостоя: I — полная гибель древесного яруса (погибает 100 % деревьев); II — значительное повреждение (живыми остаются ≈10% деревьев); III — незначительное повреждение (до 20 % погибших деревьев). В настоящей работе анализируются данные, собранные на постоянных пробных площадях, заложенных преимущественно на автономных участках ландшафта в лесах, относящихся, по классификации Мелехова (1948), к двум наиболее часто встречающимся вариантам — II и III. Размер постоянных пробных площадей — 0.1—1 га.

Восстановление нижних ярусов сообществ и лесной подстилки после низовых пожаров изучалось в сосняках лишайниковых — одном из наиболее распространенных на Кольском п-ове типов сосновых лесов. К этому типу были отнесены сообщества с относительным покрытием лишайников в мохово-лишайниковом ярусе, превышающим 80 %.

Метод сбора данных

Напочвенный покров и подрост сосны изучались на площадках размером 1 × 1 м, расположенных регулярно по профилям (обычно с севера на юг) на постоянном для данной пробной площади расстоянии (5, 7 или 10 м) друг от друга (расстояние между площадками или блоками площадок выбиралось в зависимости от конфигурации и размера пробной площади). На каждой пробной площади было описано от 25 до 135 площадок. На всех площадках определялись проективное покрытие (в %) и высота (по 3—5 измерениям) видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов, численность подроста разных возрастных групп.

Толщина подстилки определялась в сериях (20—120) регулярно расположенных прикопок, охватывающих всю территорию пробной площади. Ширина каждой прикопки составляла 20 см, глубина — 15—20 см (в соответствии с глубиной

распространения основной массы корней растений травяно-кустарничкового яруса и подроста).

Общий объем анализируемого материала — около 1400 описаний растительного покрова на 22 пробных площадях в лесах с давностью пожара: 5 лет (1 площадка), 30—40 (5), 60 (8), 90 (2), ≈150 (3), ≈210 лет (3 площадки), 1200 описаний почвенных прикопок.

Датировка давности пожара производилась на основе анализа повреждений (по кернам и спилам) на стволах 5—10 деревьев, расположенных в радиусе ≈50—100 м от территории пробной площади (Мелехов, 1948). Если давность последнего повреждения на 5 деревьях совпадала, то она рассматривалась как давность последнего нарушения сообщества пожаром.

Полные названия видов лишайников приведены по работе R. Santesson (1993), сосудистых растений — по сводке С. К. Черепанова (1981).

Методы обработки материала

При обработке материала использованы принцип однофакторного градиентного анализа (Whittaker, 1973a,b) и непараметрические методы сравнения распределений — критерий Колмогорова—Смирнова (ККС) и упрощенный критерий Тьюки (УКТ) (Смирнов, 1939; Smirnov, 1948; Tukey, 1959; Закс, 1976; Афифи, Эйзен, 1982).

Проективное покрытие видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов варьирует в широких пределах в зависимости от различных условий местообитания. Поэтому в работе используются главным образом относительные характеристики — доли участия видов.

Доля участия вида S_i (относительное покрытие вида) в формировании общего покрова вычислялась следующим образом:

$$S_i = (\overline{C}_i / \overline{C}_{cum}) \cdot 100~\%,$$

где $\overline{C}_i$ — среднее покрытие вида, %, на пробной площади; $\overline{C}_{cum}$ — среднее суммарное покрытие, %, лишайников (при расчете долей участия видов лишайников) или среднее суммарное покрытие травяно-кустарничкового яруса (при расчете долей участия видов травяно-кустарничкового яруса). При этом ошибка S_{S_i} оценивалась по ошибке среднего покрытия вида $S_{\overline{C}_i}$:

$$S_{S_i} = (S_{\overline{C}_i} / \overline{C}_{cum}) \cdot 100~\%,$$

где S_{S_i} — оценка ошибки относительного покрытия S_i; $S_{\overline{C}_i}$ — стандартная ошибка среднего покрытия $\overline{C}_i$ вида; $\overline{C}_{cum}$ — среднее суммарное покрытие, %, лишайников (при расчете долей участия видов лишайников) или среднее суммарное покрытие травяно-кустарничкового яруса (при расчете долей участия видов травяно-кустарничкового яруса).

Результаты

Лишайниковый покров

В формировании напочвенного лишайникового покрова изученных лесов участвуют 45 видов лишайников, главным образом кустистые лишайники, представители родов *Cladonia* (24 вида) и *Cladina* (4 вида), вклад которых в формирование суммарного покрытия лишайников составляет 95—99 %. В значительно меньшей мере представлены другие кустистые лишайники: *Cetraria* (4 вида), *Stereocaulon* sp. sp., а также листоватые лишайники из рода *Peltigera* (2 вида), *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Solorina crocea* (L.) Ach. и накипные из рода *Baeomyces* (2 вида), *Lecidea granulosa* (Hoffm.) Ach.

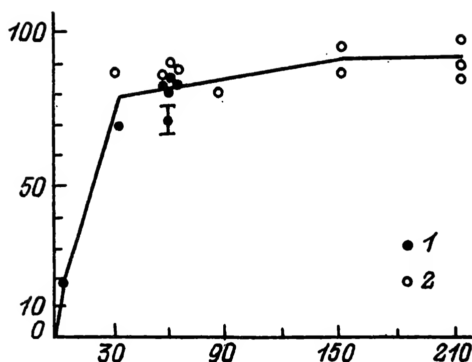


Рис. 1. Среднее суммарное покрытие мохово-лишайникового яруса в лишайниковых сосновых лесах Кольского п-ова с разной давностью пожара.

По оси абсцисс — давность пожара, лет; по оси ординат — проективное покрытие, %. Примечание. Выборка средних значений в лесах с давностью пожара 30—90 лет достоверно отличается от выборки средних при давности пожара 150—210 лет (упрощенный критерий Тьюки (УКТ), α = 0.01). Здесь и на рис. 2—10: *1* — II тип сохранности древостоя, *2* — III тип сохранности древостоя (по: Мелехов, 1948). Анализируемые средние величины получены для выборок площадок 1 × 1 м, величина ошибки указана в случае, если размер вертикальной линии существенно (более чем в 2 раза) превышает размер условного знака.

Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса

Суммарное проективное покрытие мохово-лишайникового яруса в лишайниковых сосновых лесах на 80—90 % восстанавливается к 15—30 годам после пожара (рис. 1). В дальнейшем в период от 30 до 150 лет после пожара происходит небольшое, но достоверное увеличение покрытия. Полная стабилизация суммарного проективного покрытия мохово-лишайникового яруса наблюдается через 120—140 лет после пожара.

Через 5—30 лет после пожара максимальное (85 %) участие в сложении лишайникового покрова принимают виды рода *Cladonia*: *C. deformis* Hoffm., *C. cornuta* (L.) Hoffm., *C. crispata* (Ach.) Flotov, *C. gracilis* (L.) Willd. (рис. 2, *I*). В дальнейшем (через 60 лет и более после пожара) их относительное покрытие резко уменьшается и стремится к нулю. Через 60—90 лет после пожара максимальное участие (до 85 %) в сложении лишайникового покрова принимают *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *C. mitis* (Sarnst.) Hale et W. Culb., *C. rangiferina* (L.) Nyl. и *Cladonia uncialis* (L.) Wigg. (рис. 2, *II*), относительное покрытие которых в дальнейшем (через 150 лет и более после пожара) снижается до 10 %. В лесах с давностью пожара 150—210 лет основным доминантом лишайникового покрова становится *Cladina stellaris* (Opiz.) Brodo (> 80 %) (рис. 2, *III*).

Среди достоверно выявляющихся временных границ (рис. 2) наиболее важными, т. е. теми, где происходят принципиальные изменения в составе доминантных

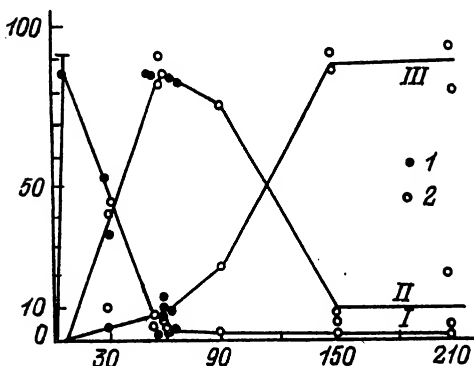
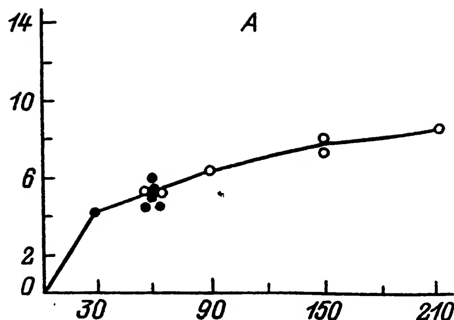


Рис. 2. Суммарное относительное покрытие *Cladonia deformis, C. cornuta, C. crispata, C. gracilis* (*I*), *Cladina arbuscula, C. mitis, C. rangiferina, Cladonia uncialis* (*II*) и относительное покрытие *Cladina stellaris* (*III*) в напочвенном лишайниковом покрове лишайниковых сосновых лесов Кольского п-ова с различной давностью пожара.

По оси абсцисс — давность пожара, лет; по оси ординат — относительное покрытие, %. Примечание. Кривая *I* — распределения относительных величин покрытий в лесах с давностью пожара 5 и 30 лет достоверно отличаются друг от друга и от распределений в лесах с давностью пожара 60—210 лет (критерий Колмогорова—Смирнова (ККС), α = 0.01); выборка средних значений в лесах с давностью пожара 60—90 лет достоверно отличается от выборки средних в лесах с давностью пожара 150—210 лет и от выборки средних в лесах с давностью пожара 5—30 лет (УКТ, α = 0.01). Кривая *II* — выборка средних значений в положении максимума (60—90 лет после пожара) достоверно отличается от выборок средних при давности пожара 0—30 и 150—210 лет (УКТ, α = 0.01); выборка средних значений в лесах с давностью пожара 60 лет достоверно отличается от выборки средних в лесах с давностью пожара 90—120 лет (УКТ, α = 0.01). Кривая *III* — выборки средних значений в лесах с давностью пожара 30—60 и 90—210 лет, 30—90 и 150—210 лет достоверно различаются (УКТ, α = 0.01).



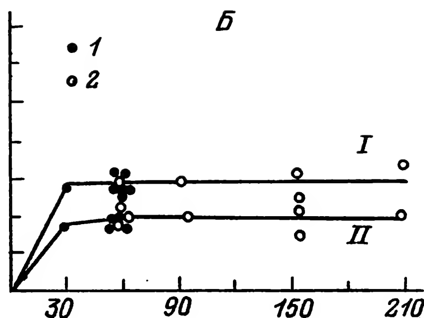


Рис. 3. Средние значения высоты лишайникового покрова (*А*) и высоты слоевищ *Cladonia cornuta* (*I*) и *C. crispata* (*II*) (*Б*) в лишайниковых сосновых лесах Кольского п-ова с различной давностью пожара.

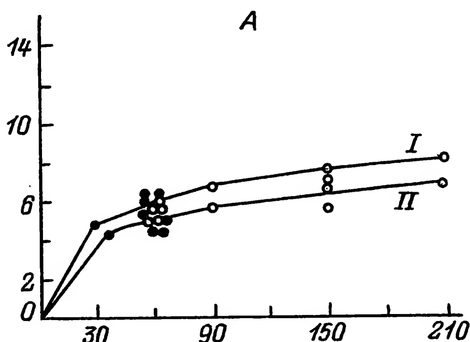
По осям абсцисс — давность пожара, лет; по осям ординат — высота, см. Примечание. *А* — выборки значений при давности пожара 30—90 и 150—210 лет достоверно различаются (УКТ, α = 0.05); *Б* (*I*, *II*) — выборки значений при давности пожара 30 лет и более не содержат достоверно различающихся групп (ККС, УКТ, α = 0.05).

видов, являются 30 и 120 лет после пожара. Полная стабилизация покрытия различных видов и их групп наблюдается через 120—140 лет после пожара.

Высота лишайникового покрова

На первых этапах восстановления лишайникового покрова после пожаров наблюдается быстрый рост в высоту всех видов лишайников (рис. 3, 4).

В изученных сосновых лесах скорость изменения высоты лишайников резко замедляется при давности пожара более 30 лет. У большинства видов (за исключением *Cladina stellaris* и *C. ranqiferina*; рис. 4) не наблюдается достоверных различий по высоте в лесах с давностью пожара 30—60, 90 лет и более (рис. 3). Аналогичные закономерности в изменении высоты лишайников по мере увеличения давности пожара наблюдаются также у других видов рода *Cladonia*, а также у *Cladina mitis*. Эти виды не оказывают значительного влияния на среднюю высоту лишайникового покрова в лесах с давностью пожара более 150 лет, так как доля их участия в сложении покрова составляет менее 15 % (рис. 2). Прекращения увеличения высоты *Cladina stellaris* (основного доминанта лишайникового покрова в сосновых лесах, горевших более 150 лет назад) и средней высоты лишайникового покрова в изученных лесах не отмечается.



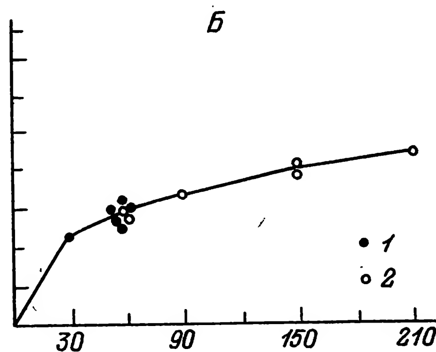


Рис. 4. Средние значения высоты слоевищ *Cladina rangiferina* (*I*), *C. mitis* (*II*) (*А*) и *C. stellaris* (*Б*) в лишайниковых сосновых лесах Кольского п-ова с различной давностью пожара.

По осям абсцисс — давность пожара, лет; по осям ординат — высота, см. Примечание. *А* (*I*) и *Б* — см. примечание в подписи к рис. 3, *А*; *А* (*II*) — см. примечание в подписи к рис. 3, *Б*.

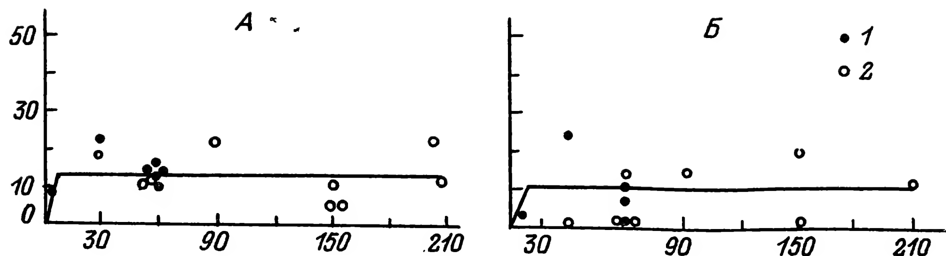


Рис. 5. Среднее суммарное покрытие травяно-кустарничкового яруса (*А*) и относительное покрытие *Vaccinium myrtillus* (*Б*) в лишайниковых сосновых лесах Кольского п-ова с различной давностью пожара.

По осям абсцисс — давность пожара, лет; по осям ординат — проективное покрытие, %. Примечание. *А*, *Б* — выборки средних значений в лесах с давностью пожара 5 лет и более не содержат достоверно различающихся групп (УКТ, α = 0.05).

Травяно-кустарничковый ярус

В формировании травяно-кустарничкового яруса участвуют 25 видов травянистых растений и кустарничков. Основу проективного покрытия составляют кустарнички порядка *Ericales*: брусника *Vaccinium vitis-idaea* (L.), черника *V. myrtillus* (L.), вереск *Calluna vulgaris* (L.) Hull., толокнянка *Arctostaphylos uvaursi* (L.) Spreng., а также вороника *Empetrum hermaphroditum* Hagerup.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса

Абсолютная величина суммарного проективного покрытия в лишайниковых сосновых лесах на протяжении периода от 5 до 210 лет после пожара варьирует от 6 до 24 %. Закономерного изменения этой величины в зависимости от давности пожара не наблюдается (рис. 5, *А*). Таким образом, суммарное проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в исследуемых сообществах стабилизируется через 5—15 лет после пожара и составляет в среднем ≈13 %.

Относительное покрытие доминантных видов травяно-кустарничкового яруса в интервале давности пожара 5—210 лет варьирует от 0.5 до 70 %. Наблюдаемые изменения долей участия отдельных видов в формировании травяно-кустарнич-

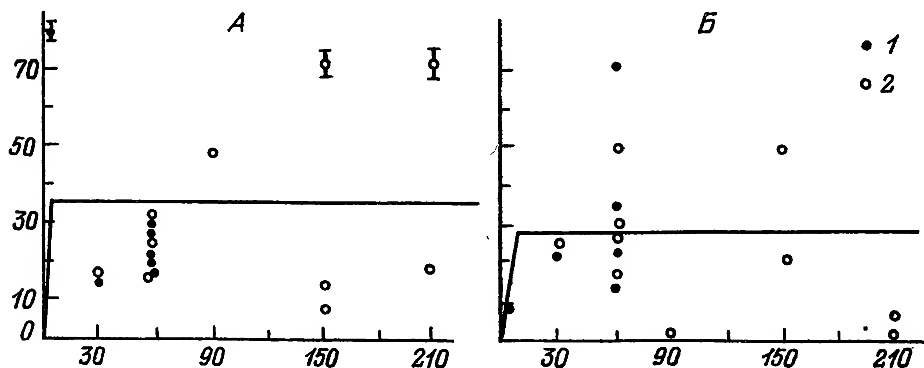


Рис. 6. Относительное покрытие *Vaccinium vitis-idaea* (*А*) и *Calluna vulgaris* (*Б*) в лишайниковых сосновых лесах Кольского п-ова с различной давностью пожара.

По осям абсцисс — давность пожара, лет; по осям ординат — проективное покрытие, %. Примечание. *А*, *Б* — см. примечание в подписи к рис. 5.

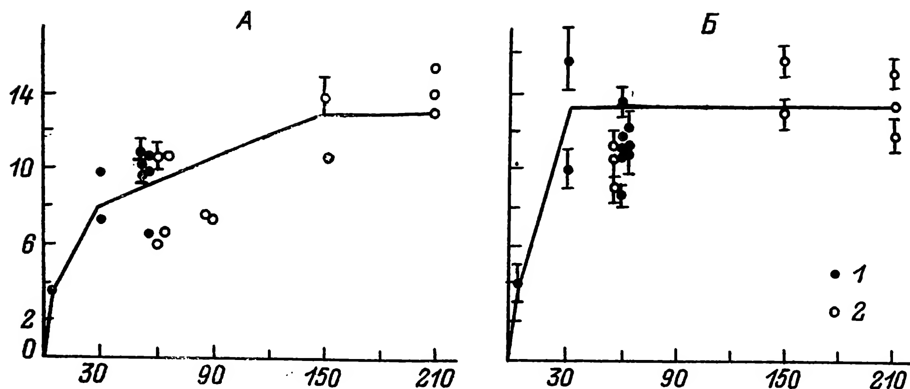


Рис. 7. Средние значения высоты травяно-кустарничкового яруса (*А*) и *Calluna vulgaris* (*Б*) в лишайниковых сосновых лесах Кольского п-ова с различной давностью пожара.

По осям абсцисс — давность пожара, лет; по осям ординат — высота, см. Примечание. *А* — выборки средних значений при давности пожара 5—90 и 150—210 лет достоверно различаются (УКТ, $\alpha = 0.01$); *Б* — распределение значений в лесах с давностью пожара 5 лет достоверно отличается от распределений в лесах с давностью пожара 30—210 лет (ККС, $\alpha = 0.01$).

кового яруса не зависят от давности пожара (рис. 5, *Б*; 6). Поэтому время стабилизации видовой структуры яруса может быть оценено в ≈5—15 лет. Средняя доля участия доминантных видов (*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Calluna vulgaris, Empetrum hermaphroditum, Arctostaphylos uva-ursi*) составляет в среднем 11, 36, 28, 18 и 13 % соответственно.

Высота травяно-кустарничкового яруса

На первых этапах послепожарного восстановления изученных лесов наблюдается быстрый рост высоты всех видов кустарничков и средней высоты яруса (рис. 7, 8). Стабилизация средней высоты яруса, средней высоты *Vaccinium vitis-idaea* (рис. 8, *А*), а также *Empetrum hermaphroditum* и *Arctostaphylos uva-ursi* отмечается в лесах с давностью пожара 120—140 лет и более. В то же время средняя высота *Calluna vulgaris* и *Vaccinium myrtillus* стабилизируется намного раньше — через 30 и 60 лет соответственно (рис. 7, *Б*; 8, *Б*).

Подрост сосны обыкновенной

В составе подроста в лишайниковых сосновых лесах абсолютно доминирует *Pinus sylvestris* L. Доля остальных видов (*Picea obovata* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L. и др.) составляет не более 5 %.

Плотность подроста

Характер послепожарной динамики характеристик полога подроста в отличие от динамики рассмотренных выше компонентов лишайниковых сосновых лесов зависит от степени сохранности древостоя.

При сохранении жизнедеятельности основной (более 80 %) части особей древесного яруса через 30—40 лет после пожара формируется полог подроста с высокой (в среднем около 15 особей на 1 $м^2$) суммарной плотностью (рис. 9). В период от 30—40 до 60—90 лет после пожара плотность подроста снижается до 4—6 особей на 1 $м^2$, а через 150—210 лет после пожара составляет 0.6—0.1 особи на 1 $м^2$.

В лесах со значительным повреждением древесного яруса (около 10 % живых особей) через 30—40 лет после пожара суммарная плотность подроста (1—2 особи на 1 $м^2$) в 5—10 раз ниже, чем в сообществах с сохранившимся древостоем (рис. 9).

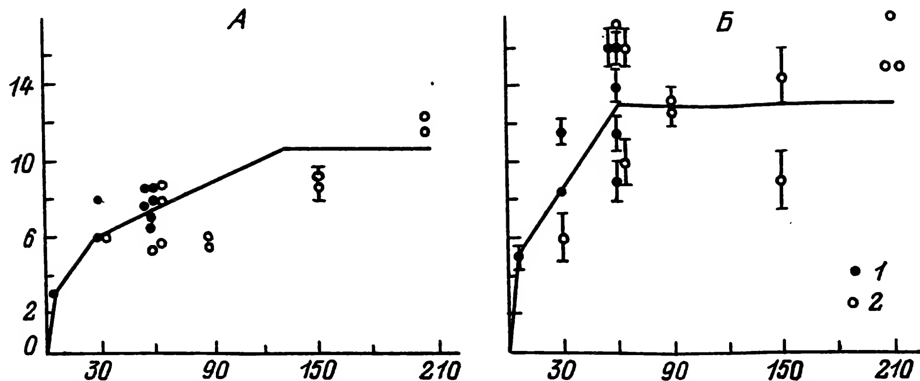


Рис. 8. Средние значения высоты *Vaccinium vitis-idaea* (*А*) и *V. myrtillus* (*Б*) в лишайниковых сосновых лесах Кольского п-ова с различной давностью пожара.

По осям абсцисс — давность пожара, лет; по осям ординат — высота, см. Примечание. *А* — см. примечание в подписи к рис. 7, *А*; *Б* — выборки средних значений в лесах с давностью пожара 5—30 и 60—210 лет достоверно различаются (УКТ, $\alpha = 0.05$); выборки средних значений в лесах с давностью пожара 60—210 лет не содержат достоверно различающихся групп (УКТ, $\alpha = 0.05$).

В период от 30—40 до 60—90 лет после пожара плотность подроста возрастает примерно в 2 раза, а в интервале от 60—90 до 150 лет после пожара она постепенно снижается и сближается по величине с плотностью в лесах с сохранившимся древостоем.

В пределах всей исследованной выборки сообществ (с разной степенью сохранности древесного яруса) в период от 0 до 30—40 лет после пожара наблюдается возрастание плотности возобновления. Наиболее высокие средние значения суммарной плотности всходов и подроста (3—6 особей на 1 м^2) отмечаются при давности пожара 30—90 лет (рис. 9). В лесах, горевших 150—210 лет назад, суммарная плотность подроста снижается в среднем до 0.6—0.1 особи на 1 м^2.

Значимые изменения в плотности подроста в пределах изученного интервала давности пожара в сосняках лишайниковых происходят в периоды от 0 до 30—40

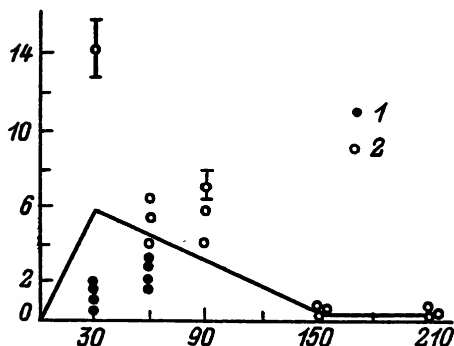


Рис. 9. Средняя суммарная плотность подроста сосны в лишайниковых сосновых лесах Кольского п-ова с различной давностью пожара.

По оси абсцисс — давность пожара, лет; по оси ординат — плотность особей, экз./м^2. Примечание. Выборки средних значений в лесах с давностью пожара 30—90 и 150—210 лет достоверно различаются (УКТ, $\alpha = 0.01$).

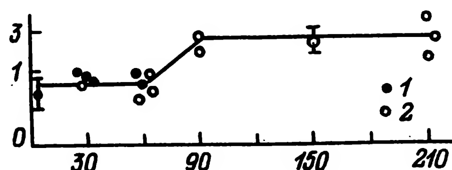


Рис. 10. Средняя толщина подстилки в лишайниковых сосновых лесах Кольского п-ова с различной давностью пожара.

По оси абсцисс — давность пожара, лет; по оси ординат — толщина подстилки, см. Примечание. Выборки средних значений в лесах с давностью пожара 5—60 и 90—210 лет достоверно различаются (УКТ, $\alpha = 0.01$).

и от 90 до 150 лет после пожара. Стабилизация плотности подроста наблюдается через 120—140 лет после пожара.

Лесная подстилка

В изученных лишайниковых сосновых лесах с давностью пожара 5—60 лет толщина лесной подстилки составляет в среднем 1.7 см и варьирует от 1.2 до 1.8 (рис. 10). Значимое увеличение мощности лесной подстилки происходит между 60 и 90 годами после пожара. К концу этого периода она достигает 2.7 (2.3—3.3) см и при дальнейшем увеличении времени после пожара не изменяется.

Обсуждение и выводы

Процесс стабилизации подчиненных ярусов лишайниковых сосновых лесов начинается со стабилизации характеристик травяно-кустарничкового яруса, отмечающейся через 5—15 лет после пожара (см. таблицу). Относительная стабилизация проективного покрытия лишайникового яруса наблюдается через 30 лет после пожара, а полная — через 120—140 лет. Толщина лесной подстилки стабилизируется в лесах с давностью пожара 90 лет. Полная стабилизация структуры относительного покрытия всех видов, формирующих нижние ярусы, отмечается через 120—140 лет после пожара. Наиболее продолжительный период занимает стабилизация высоты лишайникового яруса — более 200 лет (см. таблицу).

Временем стабилизации суммарного проективного покрытия, структуры относительного покрытия видов и высоты изученных ярусов определяется время стабилизации их продуктивности и биомассы. Продуктивность и биомасса являются одними из основных измеримых характеристик растительного покрова (Уиттекер, 1980; Одум, 1986). Продуктивность есть функция двух переменных — проективного покрытия и структуры видового состава (распределения проективного покрытия по видам растений с учетом ярусности), а фитомасса есть функция трех переменных — структуры видового состава, проективного покрытия и высоты.

Относительная стабилизация продуктивности изученных компонентов наблюдается в лесах с давностью пожара ≈60 лет (изменения в структуре видового состава лишайникового яруса, происходящие в период от 60 до 120—140 лет после пожара, не приводят к изменению продуктивности более чем на 10 % ввиду близких значений продуктивности кустистых лишайников *Cladina mitis, C. rangiferina* и *C. stellaris*). Полная стабилизация продуктивности, а также относительная стабилизация запасов фитомассы нижних ярусов лишайниковых сосновых лесов отмечаются через 120—140 лет после пожара.

Восстановление нижних ярусов после внешних возмущений свидетельствует о восстановлении лесов в целом, поскольку нижние ярусы являются подчиненными компонентами лесных экосистем. Древесный ярус формирует комплекс условий местообитания подчиненных ярусов — световой, температурный режимы, распределение осадков под пологом (Уиттекер, 1980; Одум, 1986; Бигон и др., 1989). Изменение характеристик древесного яруса будет приводить к изменению этих условий и соответственно к изменению характеристик подчиненных ярусов. Поэтому стабилизация характеристик нижних ярусов свидетельствует о стабилизации лесных экосистем в целом и должна происходить после стабилизации древесного яруса или одновременно с ней.

Изменения в характеристиках изученных компонентов (см. таблицу), происходящие в сообществах с давностью пожара более 120—140 лет, незначительны и не превышают ≈10 %. Поэтому время стабилизации изученных лишайниковых сосновых лесов, т. е. время давности нарушения (пожара), начиная с которого сообщества можно рассматривать как стационарные (климаксовые), составляет 120—140 лет после пожара и соответствует времени полной стабилизации продук-

Оценки времени стабилизации характеристик различных компонентов лишайниковых сосновых лесов Кольского п-ова

Характеристика	Время стабилизации, лет					
	<30	30—59	60—99	100—149	150—250	>250
Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса	II					
Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса	I			II		
Относительное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса	II					
Относительное покрытие видов мохово-лишайникового яруса				II		
Высота лишайникового покрова				I	II	II
Высота травяно-кустарничкового яруса				I	II	II
Фитомасса лишайникового покрова				I	II	II
Фитомасса травяно-кустарничкового яруса				I	II	II
Численность подроста сосны обыкновенной				II		
Толщина лесной подстилки			II			
Сомкнутость крон древесного яруса (проективное покрытие)*			II			
Фитомасса древесного яруса (при отпаде < 20% деревьев в результате пожара)*		II				
Фитомасса древесного яруса (при отпаде > 80% деревьев в результате пожара)*					II	

Примечание. * Оценки выполнены по данным В. А. Алексеева и В. Т. Ярмишко (1990), И. Ю. Баккал с соавт. (1990), С. С. Зябченко (1984). I — относительная стабилизация, достижение характеристиками величин, отличающихся на ±10% от значений при стационарном состоянии (полной стабилизации); II — полная стабилизация.

тивности (проективного покрытия и структуры относительного покрытия видов) подчиненных ярусов.

Полученные оценки подтверждаются результатами Зябченко (1984), по данным которого стабилизация проективного покрытия (сомкнутости крон) древесного яруса в сосновых лесах Карелии отмечается через 60 лет после пожара, а относительная стабилизация биомассы — примерно через 150 лет (датировка времени последнего нарушения в этих случаях произведена по возрасту древостоя).

Время частичной и время полной стабилизации конкретных компонентов бореальных лесных экосистем в различных типах леса и разных географических регионах существенно различаются. Так, например, толщина подстилки в зеленомошных сосновых лесах Кольского п-ова стабилизируется через ≈140 лет после пожара (неопубликованные данные авторов), в то время как в лишайниковых лесах, а также в лесах различных типов в других регионах время стабилизации подстилки после пожаров и рубок составляет ≈100 лет (Bormann, Likens, 1979; Санников, Санникова, 1985; Auclair, 1985; Morneau, Payette, 1989). Относительная стабилизация (стабилизация доминантного состава) мохово-лишайникового яруса в зеленомошных и зеленомошно-лишайниковых лесах происходит через 60 лет (Foster, 1985; Горшков, 1993), а в лесах с доминированием лишайников как в изученном, так и в других регионах (Black, Bliss, 1978; Morneau, Payette, 1989)

время относительной стабилизации совпадает со временем полной стабилизации и составляет ≈120—140 лет после пожара. Существенные различия отмечаются во времени полной стабилизации высоты лишайникового покрова: ≈250—350 лет в лишайниковых лесах Кольского п-ова (данное исследование), ≈120—130 лет в елово-лишайниковых редколесьях Канады (Morneau, Payette, 1989) и ≈60 лет в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесах Кольского п-ова (Горшков, 1993).

Время стабилизации продуктивности не зависит от типа сообществ и их географического положения. Относительная стабилизация продуктивности наблюдается через 60 лет после пожара (Wittaker, Woodwell, 1969; Зябченко, 1984; Morneau, Payette, 1989; настоящее исследование). Полная стабилизация продуктивности (полная стабилизация проективного покрытия и структуры относительного покрытия видов) наблюдается в анализируемом случае через 120—140 лет и оценивается в 100—150 лет другими исследователями (Johnston, Odum, 1956; Одум, 1975; Зябченко, 1984; Бигон и др., 1989; Morneau, Payette, 1989; Горшков, Горшков, 1992).

Таким образом, несмотря на различия во времени стабилизации отдельных компонентов, главная оценка времени стабилизации бореальных лесных сообществ — время полной стабилизации продуктивности — не зависит от типа сообществ и географического положения и составляет 100—150 лет после внешнего возмущения (пожара, рубки и т. д.).

Следовательно, время давности нарушения (пожара), начиная с которого бореальные лесные сообщества можно рассматривать как стационарные (климаксовые), составляет 150 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. А., Ярмишко В. Т. Влияние атмосферного загрязнения двуокисью серы с примесью тяжелых металлов на строение и продуктивность северотаежных древостоев // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 105—115.

Афифи А. А., Эйзен Ф. П. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М., 1982. 488 с.

Баккал И. Ю., Бобров А. Е., Горшков В. В. и др. Объекты и методы исследования // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990. С. 15—32.

Баркан В. Ш. Опыт использования пассивных окисно-свинцовых поглотителей для оценки концентрации сернистого газа в атмосфере // Экология. 1992. № 4. С. 37—44.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсанд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. М., 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.

Войнов Г. С., Софронов М. А. Прогнозирование отпада в древостое после низовых пожаров // Современные исследования типологии и пирологии леса. Архангельск, 1976. С. 115—121.

Горшков В. В. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров // ДАН России. 1993. Вып. 333. С. 111—114.

Горшков В. В., Горшков В. Г. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров. Препринт ПИЯФ. СПб, 1992. № 1850. 39 с.

Горшков В. В., Ярмишко В. Т. Состояние экосистем сосновых лесов при различных уровнях атмосферного загрязнения // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990. С. 167—177.

Закс Л. Статистическое оценивание. М., 1976. 598 с.

Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л., 1984. 247 с.

Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. М.—Л., 1948. 126 с.

Михель В. А. Влияние ведущих факторов на отпад деревьев при низовых пожарах // Сб. тр. ДальНИИЛХ. 1984. Вып. 26. С. 124—129.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.

Санников С. Н., Санникова Н. С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М., 1985. 190 с.
Смирнов Н. В. К оценке различий между кривыми распределений для двух независимых выборок // Бюл. МГУ. Сер. А2. 1939. № 2. С. 3—8.
Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 326 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
Auclair A. N. D. Postfire regeneration of plant and soil organic pools in a *Picea mariana—Cladonia stellaris* ecosystems // Can. J. For. Res. 1985. Vol. 15. P. 279—291.
Barkan V. Sh., Pankratova R. P., Silina A. V. Soil contamination by nickel and copper in area polluted by «Severonickel» smelter complex // Aerial pollution in the Kola Peninsula. Proc. Finnish—Russian Workshop. April 14—16, 1992. St.Petersburg—Apatity, 1993. P. 119—123.
Black R. A., Bliss L. C. Recovery sequence of *Picea mariana—Vaccinium uliginosum* forests after burning near Inuvik, Northern Territories, Canada // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. P. 2020—2030.
Bormann F. N., Likens G. E. Pattern and process in forested ecosystem. N. Y., 1979. 253 p.
Foster D. R. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce) — *Pleurozium* forests of south-eastern Labrador, Canada // J. Ecol. 1985. Vol. 73. P. 517—534.
Johnston D. W., Odum E. P. Breeding bird populations in relation to plant succession on the piedmont of Georgia // Ecology. 1956. Vol. 37. P. 50—62.
Morneau C., Payette S. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2770—2782.
Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.
Smirnov N. Tables for estimating the goodness of fit of empirical distribution // Ann. Math. Stat. 1948. Vol. 19. P. 279—281.
Turkey J. B. A quick compact two-sample test to Duckworth's specification // Technometrics. 1959. N 1. P. 31—48.
Whittaker R. H. Direct gradient analysis: Techniques // Handbook of vegetation science. Pt V. Ordination and classifications of communities. Hague, 1973a. P. 7—31.
Whittaker R. H. Direct gradient analysis: Results // Там же. 1973b. P. 33—51.
Whittaker R. H., Woodwell G. M. Structure, production and diversity of the oak-pine forests at Brookhaven // J. Ecol. 1968. Vol. 57. P. 157—176.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 XII 1994

SUMMARY

Postfire stabilization of subordinate components and litter was studied in the northern taiga forests of lichen type. Investigations were made in 5 background regions of the Kola peninsula on 22 sampling sites in pine forests burned from 0 to 210 years ago. The projected coverage and the height of the moss-lichen and dwarf shrub and grass layers as well as the understory density and litter thickness were analyzed. It was established that cumulative coverage of the on-soil vegetation and the structure of relative species coverages are stabilized in 120—140 years after fire. By this time communities can be characterized as stationary (climax) ones. Based on the comparison of our data with those of other investigators the time of stabilization was shown to be uniform in all types of boreal forest communities regardless of their geographical position.

УДК 581.553(571.651.8) © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 5

Н. А. Секретарева

АССОЦИАЦИИ СООБЩЕСТВ *SALIX LANATA* SUBSP. *RICHARDSONII* НА ОСТРОВЕ ВРАНГЕЛЯ

N. A. SEKRETAREVA. ASSOCIATIONS OF COMMUNITIES *SALIX LANATA* SUBSP. *RICHARDSONII* ON THE WRANGEL ISLAND

Дана характеристика пяти ассоциаций сообществ *Salix lanata* subsp. *richardsonii.* Хорошо дренированные умеренно увлажненные местообитания (поймы рек, надпойменные террасы, склоны сопок) заняты сообществами двух ассоциаций — Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae и Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae, последняя объединяет кальцефитные сообщества. К небольшим депрессиям водоразделов и шлейфов сопок приурочены сообщества Carici lugentis—Salicetum lanatae, занимающие менее дренированные местообитания, для них характерна комплексность сообществ. По сырым ложбинам стока и ручьям на шлейфах сопок встречаются сообщества Carici stantis—Salicetum lanatae и Petasito frigidi—Salicetum lanatae, представляющие собой экологический и географический варианты ассоциаций, имеющих распространение в более южных тундрах Чукотки.

В предыдущей статье (Секретарева, 1994) были кратко охарактеризованы кустарниковые ивовые сообщества о-ва Врангеля, подробно рассмотрено их распространение в районе верхнего течения р. Неизвестной, приведены принципы разделения этих сообществ на синтаксоны по флористическим критериям (Секретарева, 1989). В данной работе подробно остановимся на характеристике выделенных мною пяти ассоциаций сообществ *Salix lanata* subsp. *richardsonii.*

Ассоциация Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae ass. nov.

(см. таблицу, *А*)

Для сообществ данной ассоциации характерно присутствие диагностических групп видов *Parrya nudicaulis, Arctagrostis arundinacea, Oxyria digyna*, последняя является дифференцирующей. Все эти группы индицируют умеренно увлажненные хорошо дренированные почвы.

Сообщества этой ассоциации приурочены главным образом к слабовыраженной (часто сливающейся с низкими водоразделами) пойме р. Неизвестной и ее притоков, где они тянутся неширокой полосой вдоль русла реки и ручьев.

Верхний ярус высотой 0.4—0.6 м, сложен подвидом *Salix lanata* subsp. *richardsonii,*[1] который образует достаточно сомкнутые (65—80 %) гомогенные сообщества, но имеющие редкие кроны; на почве обычно обильно представлен покров из листьев и отмерших веток.

Периодическое затопление поймы при подъеме воды в реках обусловливает слабое развитие нижних ярусов в данных сообществах. В нижнем ярусе пойменных сообществ преобладает мезофильное и гигромезофильное разнотравье, имеющее сомкнутость 10—25 %. Чаще всего здесь встречаются *Parrya nudicaulis, Cardamine digitata, Polygonum viviparum, Rumex arcticus, Saxifraga nelsoniana, Polemonium acutiflorum, Valeriana capitata, Myosotis alpestris* subsp. *asiatica, Oxyria digyna, Ranunculus turneri, Artemisia tilesii.* Из злаков здесь обычен *Arctagrostis arundinacea.* Характерно и присутствие растений, произрастающих в данном районе обычно на голых суглинистых пятнах в тундровых сообществах: *Deschampsia borealis, Festuca brachyphylla, Cerastium regelii, Primula borealis, Astragalus alpinus*

[1] Названия сосудистых растений приведены по сводке «Арктическая флора СССР» (1961—1987), мхов — по работе М. С. Игнатова и О. М. Афониной (1992), за исключением родов *Drepanocladus* и *Calliergon*, которые приводятся в традиционном понимании, принятом в «Определителе листостебельных мхов Арктики СССР» (1961), лишайников — по работе И. И. Макаровой и А. Е. Катенина (1992).

Характеристика сообществ *Salix lanata* subsp. *richardsonii* на о-ве Врангеля (верхнее течение

Ассоциации	Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae (*A*)										Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae (*B*)									
Субассоциации	typicum										typicum									
Варианты	typicum						var. Dryas integrifolia				typicum									
Номера описаний	*8*	*32*	*33*	*34*	*55*	*56*	*11*	*68*	*69*	*92*	*20*	*93*	*100*	*58*	*96*	*16*	*17*	*18*	*13*	*14*
Проективное покрытие, %																				
Кустарники	65	85	80	65	75	80	70	80	65	75	70	70	60	60	50	85	70	70	75	75
Кустарнички	5	5	-	+	5	+	5	+	15	10	45	35	35	70	65	60	55	60	85	80
Злаки	+	+	+	+	+	5	+	+	10	2	25	10	25	5	15	35	40	35	25	25
Осоковидные	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	5	10
Разнотравье	10	20	15	25	20	25	15	20	25	10	15	20	10	5	7	20	25	25	15	15
Мхи	15	15	20	20	25	25	25	15	10	10	35	20	35	55	45	45	45	50	75	80
Лишайники	+	15	5	5	+	+	5	+	+	+	+	10	25	10	+	5	+	+	5	3
Общее число цветковых	28	35	31	29	28	23	29	31	39	28	28	37	32	28	28	34	34	31	33	33
Диагностические группы видов																				
1. ***Parrya nudicaulis***	+	+	+	+	1	1	+	1	+	+	1	+	1	1	+	+	+	+	+	+
Lagotis glauca subsp. *minor*	-	r	+	-	r	r	-	+	+	+	-	r	-	r	+	r	+	-	+	+
Dryas chamissonis	+	r	-	r	-	r	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	1	3	3
2. ***Arctagrostis arundinacea***	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	2	1	2	1	1	2	3	3	2	2
Thalictrum alpinum	+	-	-	-	-	-	+	r	+	+	+	+	r	-	-	+	+	+	-	r
Myosotis alpestris subsp. *asiatica*	+	r	r	r	r	r	r	-	-	+	r	-	-	-	-	r	r	r	r	r
Primula borealis	-	r	r	r	-	-	r	+	+	r	+	r	r	-	-	r	r	r	-	-
3. ***Oxyria digyna***	r	1	r	-	r	1	+	+	r	r	-	r	+	r	+	-	-	-	-	-
Ranunculus turneri	-	r	-	+	r	r	r	r	-	r	-	-	-	-	-	r	r	-	-	-
Artemisia tilesii	r	+	r	1	-	-	r	r	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4. ***Dryas integrifolia***	-	-	-	-	-	-	1	+	1	1	2	1	2	3	3	2	2	2	3	3
Salix rotundifolia	-	-	-	-	-	-	+	+	+	1	2	2	1	2	2	3	3	2	1	1
Parrya nudicaulis subsp. *septentrionalis*	-	-	-	-	-	-	1	+	+	+	+	1	+	+	+	1	1	1	1	1
5. ***Alopecurus alpinus*** subsp. ***borealis***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	r	-	-	+	1	1	1	+	+
Carex lugens	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	r	r	r	+	-	+	1
Salix reptans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	r	r	-	+	1	2	r	+
6. ***Arctagrostis latifolia***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Salix pulchra	-	-	r	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S. reticulata	r	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	+
Petasites frigidus	-	-	-	-	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7. ***Carex stans***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eriophorum polystachion	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pedicularis sudetica subsp. *albolabiata*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cares saxatilis subsp. *laxa*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dupontia psilosantha	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hierochloë pauciflora	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Caltha arctica	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

р. Неизвестной)

Carici lugentis—Salicetum lanatae (*C*)										Carici stantis—Salicetum lanatae (*D*)										Petasito frigidi—Salicetum lanatae (*E*)					Постоянство				
typicum										Carietosum saxatilis										Alopecuretosum alpinae									
typicum					var. Dryas punctata					var. Dryas integrifolia				typicum						typicum									
4	*5*	*103*	*29*	*31*	*1*	*2*	*3*	*79*	*82*	*101*	*87*	*88*	*95*	*89*	*90*	*21*	*22*	*9*	*12*	*38*	*48*	*45*	*42*	*43*					
60	55	50	55	55	55	55	50	70	70	60	65	55	45	70	75	50	55	50	40	55	65	80	80	85					
15	10	15	15	15	30	30	25	15	15	+	15	10	5	25	25	+	+	-	-	+	+	-	-	-					
7	10	25	5	10	10	5	7	20	10	25	2	3	35	10	15	10	15	30	20	40	20	55	15	10					
45	45	45	50	60	35	40	35	15	15	55	85	80	80	85	80	60	65	60	65	+	+	10	-	+					
5	3	7	5	5	25	15	5	25	25	5	5	5	10	10	25	25	35	15	20	25	40	40	35	30					
85	90	75	80	90	80	85	85	85	80	80	80	90	80	85	90	90	90	90	90	40	60	90	95	95					
3	+	10	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-					
20	23	37	28	31	35	31	34	38	38	31	29	23	22	36	34	27	24	30	29	29	29	27	18	19	*A*	*B*	*C*	*D*	*E*
+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	V	V	V	I	I
-	-	+	+	r	r	r	+	+	+	-	r	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	IV	IV	IV	I	I
1	1	1	+	+	+	-	+	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	III	III	V	-	-
-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	III	V	I	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	III	IV	I	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	IV	III	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	IV	III	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	V	II	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	IV	I	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	IV	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	1	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	II	V	-	II	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	+	r	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	II	V	-	II	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	II	V	-	-	-
+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	1	+	+	+	+	r	-	2	1	2	r	r	-	IV	V	V	V
3	3	3	3	4	2	2	2	2	2	+	+	+	+	r	+	-	-	-	-	r	+	1	-	-	-	IV	V	III	III
+	r	+	r	+	+	r	+	-	r	-	r	r	-	r	r	+	+	r	+	+	r	+	-	-	-	IV	V	IV	III
1	2	2	1	1	2	2	1	2	1	2	+	+	+	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	-	-	V	V	V
+	+	+	r	+	2	1	1	2	r	2	-	-	-	1	1	-	r	r	-	-	1	2	+	+	I	-	V	III	IV
1	+	+	-	-	2	2	1	1	1	r	+	+	r	2	2	-	-	-	r	-	+	-	-	-	I	I	IV	IV	I
-	-	-	+	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2	+	2	r	-	1	2	2	1	1	I	-	II	II	V
-	+	-	-	+	r	+	1	r	-	+	3	3	2	1	2	2	2	2	2	-	-	-	-	-	-	-	III	V	-
-	-	-	-	-	1	1	1	+	+	3	3	3	3	4	4	2	2	2	2	-	-	+	-	r	-	-	III	V	II
r	r	+	-	+	+	-	-	-	r	r	+	+	1	+	1	2	2	2	2	-	-	-	r	r	-	-	III	V	II
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	2	2	2	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	IV	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	2	-	+	1	1	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	IV	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	+	+	+	+	2	+	-	-	-	-	-	-	-	-	IV	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	r	-	r	-	-	-	+	+	-	-	-	III	II

Ассоциации	Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae (*A*)										Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae (*B*)									
Субассоциации	typicum										typicum									
Варианты	typicum						var. Dryas integrifolia				typicum									
Номера описаний	*8*	*32*	*33*	*34*	*55*	*56*	*11*	*68*	*69*	*92*	*20*	*93*	*100*	*58*	*96*	*16*	*17*	*18*	*13*	*14*
Прочие виды																				
Цветковые																				
Salix lanata subsp. *richardsonii*	4	5	5	4	5	5	4	5	4	5	5	5	4	4	3	5	4	4	5	5
Cardamine digitata	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+
Polygonum viviparum	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Saxifraga hirculus	+	+	r	r	+	r	+	r	+	r	+	+	+	r	r	+	+	+	+	+
Stellaria ciliatosepala	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Saxifraga cernua	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	-	+	r	r	-	r	r	-	+	-
S. hieracifolia subsp. *longifolia*	-	+	+	+	+	r	+	+	+	+	r	r	+	r	r	r	+	-	r	+
Polemonium acutiflorum	+	+	+	1	+	+	+	1	r	+	+	1	-	r	-	+	+	+	+	-
Valeriana capitata	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	-	-	-	r	-	+	+	+	+	+
Rumex arcticus	-	-	+	1	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	r	-	r	-	r	r
Cardamine pratensis	-	+	r	+	+	-	+	+	r	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Equisetum arvense subsp. *boreale*	-	r	-	-	+	r	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	1	+	+	+
Poa arctica	+	r	r	r	-	-	+	-	+	-	-	r	+	-	r	+	+	+	r	r
Pedicularis capitata	+	+	r	-	+	+	-	-	+	-	-	r	-	r	r	-	-	-	+	+
P. langsdorffii	r	r	-	r	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	r	r	-	+
Saxifraga nelsoniana	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Polygonum bistorta subsp. *ellipticum*	-	1	+	+	+	+	-	+	-	-	-	r	r	-	-	-	-	-	-	-
Cerastium regelii	r	+	+	+	+	+	r	+	+	-	r	+	-	r	r	-	-	-	-	-
Festuca brachyphylla	r	r	r	r	-	-	r	r	+	+	r	+	r	-	-	r	r	+	-	-
Oxytropis wrangelii	+	r	-	-	r	-	+	-	+	+	r	r	-	r	r	r	-	1	1	+
Astragalus alpinus subsp. *arcticus*	+	r	-	-	-	-	r	-	1	+	r	r	-	+	+	-	-	+	1	1
Deschampsia borealis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	+	+	+	r	1	-	-	r	r	+
Juncus biglumis	-	-	-	-	-	-	-	r	-	r	+	-	r		+	+	+	-	-	r
Eutrema edwardsii	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	+	+	r	-	+	+	+	+	-	r
Astragalus umbellatus	r	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	r	+	r
Luzula nivalis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	r	+	-	-	-	-
Gastrolychnis apetala	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	+	+	-	r	+
Salix polaris	r	r	r	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dryas punctata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Мхи																				
Drepanocladus uncinatus	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+
Hypnum bambergeri	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+
Tomentypnum nitens	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	1	1
Orthothecium rufescens	-	-	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	1	1
Scorpidium turgescens	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-
Drepanocladus revolvens	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Calliergon giganteum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C. sarmentosum	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Philonotis fontana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Carici lugentis—Salicetum lanatae (*C*)										Carici stantis—Salicetum lanatae (*D*)										Petasito frigidi—Salicetum lanatae (*E*)					Постоянство				
typicum										Carietosum saxatilis										Alopecuretosum alpinae									
typicum					var. Dryas punctata					var. Dryas integrifolia				typicum						typicum									
4	*5*	*103*	*29*	*31*	*1*	*2*	*3*	*79*	*82*	*101*	*87*	*88*	*95*	*89*	*90*	*21*	*22*	*9*	*12*	*38*	*48*	*45*	*42*	*43*	*A*	*B*	*C*	*D*	*E*
4	4	3	3	3	3	3	3	4	4	3	4	4	3	4	4	3	3	3	3	3	4	4	5	5	V	V	V	V	V
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	r	r	+	+	+	+	+	+	+	V	V	V	V	V
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	+	+	+	+	+	r	r	V	V	V	V	V
r	r	+	+	+	+	r	r	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	V	V	V	IV	IV
-	r	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	r	r	+	+	r	-	-	r	+	r	+	-	-	V	V	V	IV	III
-	r	+	r	r	-	r	-	+	+	+	r	r	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	III	IV	V	V
-	-	+	-	+	-	-	+	-	+	r	-	-	-	r	+	r	-	+	r	+	-	+	-	+	V	V	II	III	III
-	+	r	r	r	-	-	-	+	+	r	-	-	-	-	-	+	+	r	-	+	r	+	-	r	V	IV	III	II	IV
+	-	+	-	r	+	+	-	+	+	-	-	-	-	r	r	-	-	r	+	+	+	r	-	r	V	III	IV	II	IV
-	-		+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	2	+	+	1	2	2	2	2	III	III	III	IV	V
r	r	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	1	1	1	IV	I	III	IV	V
-	+	-	+	-	r	+	+	r	-	-	r	-	-	r	r	+	+	r	+	+	1	+	+	-	II	III	III	IV	IV
-	-	+	-	-	+	r	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	r	+	+	-	-	III	IV	III	II	III
-	-	-	-	-	+	+	+	+	r	-	r	r	-	r	r	r	-	r	r	-	+	-	-	-	III	III	III	IV	I
-	-	r	r	+	r	r	+	r	-	r	r	r	r	r	-	-	-	+	+	r	-	+	-	-	II	II	IV	IV	II
-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	r	-	-	-	-	-	-	-	r	-	+	+	+	+	+	IV	I	III	I	V
+	r	+	-	+	+	+	+	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	III	I	V	-	III
-	-	+	r	r	+	-	r	+	+	-	r	-	-	r	r	-	r	r	r	-	r	-	r	-	V	II	IV	III	II
-	-	+	r	-	+	r	-	r	+	-	-	-	-	r	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	IV	III	III	I	-
r	-	r	-	r	-	-	-	-	r	r	+	r	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	III	IV	II	II	-
r	-	r	r	r	-	-	-	r	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	III	IV	III	I	-
-	-	r	-	r	+	r	r	r	r	r	r	r	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	IV	IV	III	-
-	-	r	r	r	-	r	-	r	-	r	-	-	r	+	r	+	r	r	r	r	r	r	-	-	I	III	III	IV	III
r	-	-	r	+	-	-	r	-	r	r	-	-	-	+	-	r	r	r	r	+	-	+	-	-	I	IV	III	III	II
-	-	+	-	r	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	II	IV	II	-
+	r	+	-	-	+	+	+	-	+	-	r	-	-	+	+	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	II	IV	II	I
-	-	r	-	-	r	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	r	-	+	+	r	-	-	-	-	-	III	II	II	I
-	-	+	+	+	+	+	+	+	r	-	-	-	-	r	r	-	-	-	-	r	+	-	-	-	II	-	IV	I	II
-	-	+	-	-	1	1	1	+	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	r	-	-	-	-	-	III	-	II
-	1	1	-	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	II	II	IV	I	I
1	1	1	1	1	1	1	-	1	1	-	1	1	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	I	III	IV	III	-
2	2	2	2	2	2	2	2	-	2	-	2	2	2	1	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	I	II	V	IV	-
-	1	1	1	1	1	1	1	1	-	1	1	-	-	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	III	II	IV	IV	-
+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	II	IV	III	I
-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	+	-	2	2	2	2	2	2	2	-	2	2	2	2	I	-	II	V	IV
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	2	2	2	2	2	2	-	-	2	2	2	-	-	I	IV	III
-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	1	1	1	-	-	1	1	1	1	I	-	I	III	IV
-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	1	+	-	1	1	1	-	-	II	III	IV

Ассоциации	Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae (*A*)										Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae (*B*)									
Субассоциации	typicum										typicum									
Варианты	typicum						var. Dryas integrifolia				typicum									
Номера описаний	*8*	*32*	*33*	*34*	*55*	*56*	*11*	*68*	*69*	*92*	*20*	*93*	*100*	*58*	*96*	*16*	*17*	*18*	*13*	*14*
Cinclidium arcticum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Distichium capillaceum	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1
Ditrichum flexicaule	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	-	-	1	1
Bryum pseudotriquetrum	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	1	1	1	1	1	1
Plagiomnium ellipticum	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-	1	1	1	1	-
Campylium stellatum	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	+	1	-	1	1	1
C. polygamum	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Myurella julacea	-	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	-	+	+	+
Orthothecium strictum	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	-	-	+	-	+	-	-
Drepanocladus sendtneri	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	1	1	1	1	1	1
D. brevifolius	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	1	1	1	-	1
Hypnum lindbergii	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
Pholia cruda	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-
Brachythecium sp.	-	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+
Mnium blyttii	-	+	-	+	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-
Tortula ruralis	+	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Ceratodon purpureus	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	+	+
Encalypta alpina	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+	+	-
Timmia austriaca	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	-

Примечание. Единично с низкой константностью встречены: цветковые — *Calamagrostis holmii* (*48, 45* — +), *Cardamine bellidifolia* (*33* — +; *100, 3* — r), *Carex tripartita* (*68* — r; *48* — +), *Chamerion latifolium* (*32* — r; *55* — +; *68* — 1), *Chrysosplenium tetrandrum* (*33, 34, 21, 9, 42* — r), *Draba juvenilis* (*8, 69, 5* — r; *32* — +), *Epilobium davuricum* var. *arcticum* (*31, 38* — r; *95* — +), *Equisetum variegatum* (*55, 69, 16* — +; *96* — r), *Eriophorum russeolum* (*21, 9, 12* — +), *Festuca rubra* subsp. *arctica* (*69* — 1; *93* — r), *Kobresia myosuroides* (*69, 16, 18, 14* — r), *Luzula tundricola* (*33, 34* — r; *69* — +), *Papaver paucistaminum* (*55, 56, 69, 20, 13* — r; *100* — +), *Parnassia kotzebuei* (*8, 32* — r), *Pedicularis sudetica* subsp. *novaiae-zemliae* (*11, 69, 16, 17, 18, 13* — r), *P. verticillata* (*32, 92* — r), *P. villosa* (*8, 68, 69* — r), *Poa alpigena* (*96, 29* — +), *Potentilla hyparctica* (*93, 100, 3, 79* — r), *Ranunculus affinis* (*93, 16* — +; *17* — r), *R. nivalis* (*103, 2, 79, 82* — +; *3* — r), *Rhodiola rosea* (*33, 34, 68, 100* — r; *20, 93* — +), *Rumex acetosa* subsp. *lapponicus* (*17, 13, 5* — r), *Sagina intermedia* (*1, 79* — r), *Salix glauca* (*93, 58* — r; *18* — 1), *Sanguisorba officinalis* (*8, 32* — r), *Saussurea tilesii* (*32, 69* — +; *33, 58* — r), *Saxifraga foliolosa* (*100, 1, 3, 48* — r), *S. nivalis* (*33, 100* — r), *S. oppositifolia* subsp. *smalliana* (*69, 92, 100, 101, 87, 88, 95* — r; *20, 93* — +), *Stellaria crassifolia* (*22, 45* — r; *42, 43* — +), *Trisetum spicatum* (*69* — +; *93* — r); мхи — *Aongstroemia longipes* (*11, 93* — +), *Aulacomnium turgidum* (*1, 2, 3, 79, 82* — +), *A. palustre* (*1, 3* — +), *Brachythecium erythrorrhizon* (*20, 16, 17, 18, 29, 21* — +), *B. mildeanum* (*22* — +), *B. plumosum* (*16, 18, 21,* — +), *B. salebrosum* (*5* — +), *B. turgidum* (*11, 68, 2, 3, 82* — +), *Bryobrittonia longipes* (*11, 69* — +), *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (*11, 69, 92, 16, 18, 4, 29, 79, 101, 87, 21* — +), *Bryum cyclophyllum* (*1, 43, 42* — +), *B. neodamense* (*4, 29, 89, 90, 21, 22* — +), *Calliergon stramineum* (*1* — +), *Campylium zemliae* (*55, 56, 1, 79, 21, 38* — +), *Catoscopium nigritum* (*56, 11, 5, 88, 89, 21* — +), *Cinclidium latifolium* (*12* — +), *C. subrotundum* (*88* — +), *Cratoneuron filicinum* (*5, 87, 88, 89, 90, 48, 43* — +), *Cyrtomnium hymenophyllum* (*32, 34, 69, 100, 4, 5, 29, 1, 3, 79, 101, 21, 12, 48* — +), *Dichodontium pellicidum* (*11, 13* — +), *Dicranella crispa* (*56, 11, 93, 87, 88, 89, 22, 48* — +), *Didymodon icmadophilus* (*11, 20, 87* — +), *Distichium inclinatum* (*4, 87* — +), *Drepanocladus aduncus* (*58, 79, 82, 48, 45, 43* — +), *D. intermedius* (*88* — +), *Eurhychium pulchellum* (*8, 69, 92, 20, 93, 100, 16* — +), *Fissidens adanthoides* (*5, 88, 89* — +), *F. osmundoides* (*33, 68* — +), *Hylocomium slpendens* var. *obtusifolium* (*1, 2, 3, 79, 82, 89* — +), *Hypnum pratense* (*34, 1, 79, 42, 43* — +), *Isopterygiopsis pulchella* (*69, 100* — +), *Meesia trifaria* (*9, 12* — +), *M. uliginosa* (*11, 68, 1, 79, 88, 12, 42* — +), *Mnium ambiguum* (*32, 20, 21* — +), *M. thomsonii* (*34, 69, 92, 100, 82, 101, 90* — +), *Myurella tenerrima* (*29, 31, 1, 79, 82* — +), *Orthothecium chryseum* (*11, 14* — +), *Philonotis tomentella* (*33, 34, 11, 69, 13, 3, 79, 82, 89, 90* — +), *Platydictya jungermannioides* (*92, 55* — +), *Polytrichastrum alpinum* (*32, 68, 69, 100, 5, 103, 29, 82, 89, 48* — +), *Polytrichum jensenii* (*33, 34, 11, 90* — +), *P. strictum* (*2, 3* — +), *Tortella fragilis* (*100, 103, 38* — +), *T. tortuosa* (*33, 82, 87* — +); лишайники — *Cetraria cucullata* (*34, 11, 4, 5, 29, 3* — +), *C. delisei* (*32, 11, 69* — +), *C. islandica* (*32, 34* — +), *C. nivalis* (*34, 11, 58, 5* — +), *Cladonia macroceras* (*32* — +), *C. pocillum* (*11, 58, 4, 5, 29* — +), *C. pyxidata* (*32, 34, 4* — +), *Dactylina arctica* (*32, 34, 4* — +), *Peltigera canina* (*5* — +), *Stereocaulon alpinum* (*32, 34, 58, 4, 5, 3* — +), *S. glareosum* (*11, 68, 69* — +), *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis* (*11, 4* — +). Арабские цифры, «+» и «r» — обилие и покрытие видов в системе оценок, используемых школой Цюрих—Монпелье. Римские цифры — константность видов.

Carici lugentis—Salicetum lanatae (*C*)										Carici stantis—Salicetum lanatae (*D*)										Petasito frigidi—Salicetum lanatae (*E*)					Постоянство				
typicum										Carietosum saxatilis										Alopecuretosum alpinae									
typicum					var. Dryas punctata					var. Dryas integrifolia				typicum						typicum									
4	*5*	*103*	*29*	*31*	*1*	*2*	*3*	*79*	*82*	*101*	*87*	*88*	*95*	*89*	*90*	*21*	*22*	*9*	*12*	*38*	*48*	*45*	*42*	*43*	*A*	*B*	*C*	*D*	*E*
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	1	1	2	2	1	1	-	-	-	-	-	-	I	I	V	-
1	1	-	1	1	1	1	1	1	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	V	V	IV	IV	IV
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	V	IV	V	IV	I
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	IV	V	V	V
1	1	-	1	1	1	1	-	-	1	1	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	-	1	1	1	IV	IV	IV	IV	IV
1	1	1	1	1	-	1	1	-	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	-	-	-	-	-	III	IV	IV	V	-
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	2	2	2	2	I	I	I	I	IV
-	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	III	IV	IV	III	IV
-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	II	III	I	III	III
1	1	1	1	1	+	-	-	-	-	-	-	+	-	1	1	1	1	1	-	+	-	-	-	-	II	V	III	III	I
1	1	1	1	1	-	-	-	-	+	-	1	-	1	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	I	III	III	III	-
-	-	1	1	1	-	-	-	+	-	1	1	1	-	1	1	-	-	-	1	-	+	+	-	-	II	I	II	III	II
-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	IV	II	II	II	I
-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-	III	II	III	II	II
-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	III	II	II	II	-
-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	III	I	II	II	I
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	II	III	I	II	-
-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	I	III	II	II	-
+	+	-	+	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	I	III	III	I	I

subsp. *arcticus*. Не под кронами ив встречаются кустарнички, обилие и покрытие которых заметно увеличиваются на полянках и в краевых частях поймы. В пойменных кустарниковых сообществах нередко встречаются кальцефильные виды цветковых (*Dryas integrifolia, Salix rotundifolia, Parrya nudicaulis* subsp. *septentrionalis*) и мхов (*Bryum pseudotriquetrum, Myurella julacea, Encalypta alpina, Bryoerythrophyllum recurvirostre*), что обусловлено выходами карбонатных пород в районе исследования. Это позволяет нам выделить кальцефитные варианты сообществ (var. Dryas integrifolia).

Моховой покров из-за частых паводков развит слабо, покрытие составляет 10—25 %. Однако разнообразие мхов в пойменных кустарниковых сообществах довольно велико. Чаще всего здесь произрастают мелкие мхи, образующие налет на почве: *Cyrtomnium hymenophyllum, Ceratodon purpureus, Dicranella crispa, Eurhynchium pulchellum, Myurella julacea, Pholia cruda, Tortula ruralis* и др. Встречаются и более крупные мхи: *Bryum pseudotriquetrum, Campylium stellatum, Distichium capillaceum, Ditrichum flexicaule, Plagiomnium ellipticum*, но они не образуют сомкнутого покрова. Из лишайников в пойменных кустарниковых сообществах в относительно большом обилии отмечаются *Cetraria delisei* и *Stereocaulon alpinum, S. glareosum*, реже встречаются виды рода *Cladonia*.

В краевых частях поймы, где действие паводков ослабевает, ивовые сообщества более разрежены (сомкнутость верхнего яруса 50—60 %); на полянках увеличивается покрытие кустарничков (25—40 %), часто между ивами встречаются кочки *Dryas chamissonis* и *D. integrifolia*, увеличивается обилие разнотравья и злаков. Такие сообщества мы относим уже к ассоциации Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae.

Близкие сообщества с редкотравным и маломощным моховым покровом, кроме

пойм, изредка встречаются в районе исследования по временным водотокам, пересыхающим в летнее время, и на шлейфах сопок, сложенных рыхлыми суглинками.

Ассоциация Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae ass. nov.

(см. таблицу, *В*)

Для сообществ данной ассоциации, как и для предыдущей, характерно присутствие диагностических групп видов *Parrya nudicaulis* и *Arctagrostis arundinacea*, но заметную роль здесь играют и виды группы *Alopecurus alpinus*. Дифференцирующей диагностической группой является *Dryas integrifolia*, указывающая на кальцефитный характер сообществ, что связано с их приуроченностью к выходам карбонатных пород в районе исследования.

Сообщества ассоциации часто встречаются на рыхлых суглинистых отложениях карбонатного состава: на низких речных террасах, вне зоны паводков; на дренированных слабо задернованных участках вееров выноса с карбонатной сопки и на юго-западных склонах низкой карбонатной сопки, где большой массив ив приурочен к депрессии в рельефе склона.

Верхний ярус высотой 0.4—0.6 м (реже до 0.8 м), сложен *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, который образует среднесомкнутые сообщества (60—75 %). Здесь характерно чередование куртин ив, часто достаточно крупных, с полянками, где в основном доминируют кустарнички, тогда как под кроной ив преимущественно сосредоточено редкое разнотравье, злаки, мелкие напочвенные мхи, лишайники.

В нижнем ярусе значительно представлены мезофильные травы, особенно длиннокорневищные злаки: *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis* и *Arctagrostis arundinacea*, последний доминирует в сообществах. Однако господствуют в сообществах, и прежде всего на полянках, кальцефильные кустарнички, дающие покрытие 35—80 %: *Dryas chamissonis, D. integrifolia, Salix rotundifolia*. Нередко полянки имеют облик дриадовых кальцефитных тундр, но существенную примесь здесь составляют злаки.

Маломощный моховой покров имеет покрытие 35—80 %. Образованию мохового покрова большей мощности препятствуют отчасти карбонатный состав почв, отчасти — достаточно сомкнутый еще ярус кустарников. Под кроной ив представлены мелкие напочвенные мхи, характерные и для пойменных кустарниковых сообществ, среди которых более обильны кальцефильные *Encalypta alpina* и *Myurella julacea*; часто встречаются и виды родов *Brachythecium, Bryum, Mnium*. На полянках мхи образуют более сомкнутый покров из *Ditrichum flexicaule, Distichium capillaceum, Drepanocladus uncinatus, Hypnum bambergeri, H. lindbergii, Tomenthypnum nitens.*

В ассоциации выделяется несколько вариантов сообществ. На рыхлых суглинках вееров выноса со склонов сопок и на речных террасах, где задернение почв в целом еще невелико, что связано с первичным заселением субстрата, основную роль играют в нижнем ярусе кальцефильные кустарнички и мелкие напочвенные мхи, а из трав более обычны растения, поселяющиеся на голом суглинке: *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, Deschampsia borealis, Eutrema edwardsii, Festuca brachyphilla, Juncus biglumis, Oxytropis wrangelii* и др. На склонах же карбонатной сопки представлены более зрелые сообщества, где заметную роль среди цветковых играют виды, доминирующие в водораздельных сообществах (*Carex lugens* и *Salix reptans*), а в моховом покрове преобладают тундровые мхи, особенно на склонах западной экспозиции. Однако из-за незначительного количества материала по этим сообществам мы не выделяем пока варианты и анализируем сообщества в целом, учитывая при этом, что они находятся на разных стадиях динамического развития.

Ассоциация Carici lugentis—Salicetum lanatae ass. nov.

(см. таблицу, *C*)

Для сообществ ассоциации основными диагностическими группами видов являются *Alopecurus alpinus* и *Arctagrostis latifolia*, указывающие на более увлажненные и на менее дренированные почвы. Характерно, однако, и присутствие видов группы *Parrya nudicaulis*.

Сообщества ассоциаций встречаются преимущественно в краевых частях низких водоразделов и на слабопологих шлейфах сопок в небольших депрессиях. Здесь ивы как бы налагаются на мелкобугорковые или пятнистые ивково-осоково-моховые тундры, преобразуя их. В данных сообществах хорошо выражены микрорельеф и связанная с ним комплексность сообществ: характерно чередование куртин ив с прогалинами-полянами. Ивы чаще всего приурочены к небольшим микропонижениям в рельефе.

Верхний ярус высотой 0.4—0.5 м, сложен *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, который образует слабосомкнутые сообщества с покрытием 45—55 %. Под редкой кроной ив сосредоточены в основном мезофильное разнотравье и злаки: *Alopecurus alpinus, Arctagrostis latifolia, Cardamine digitata, Parrya nudicaulis, Poa arctica, Polygonum viviparum, Stellaria ciliatosepala, Saxifraga hirculus.* Из трав основным доминантом является *Arctagrostis latifolia.* Слабо развит под кроной и моховой покров, в основном преобладают *Bryum pseudotriquetrum, Plagiomnium ellipticum*, виды родов *Mnium, Brychythecium*, мелкие напочвенные мхи. Под кроной много опада листьев и веток.

На полянках представлены уже фрагменты мелкобугорковых, чаще пятнистых тундр, где доминируют *Carex lugens* и простратные ивы *Salix reptans, S. pulchra.* Достаточно мощный моховой покров образован преимущественно тундровыми и гигрофильными видами мхов: *Campylium stellatum, Distichium capillaceum, Ditrichum flexicaule, Drepanocladus uncinatus, Hypnum bambergeri, H. lindbergii, Orthothecium rufescens, Tomentypnum nitens*. Значительно здесь и разнообразие лишайников: *Cetraria cucullata, C. islandica, C. nivalis, Dactylina arctica, Stereocaulon alpinum, Thamnolia vermicularis.* Среди сообществ встречаются пятна голого грунта, обрамленные валиком из видов *Dryas, Salix reptans, Carex lugens.* На голых пятнах произрастают *Astragalus umbellatus, Cerastium regelii, Deschampsia borealis, Festuca brachyphylla, Juncus biglumis* и др.

В небольших ложбинках стока, где имеется некоторое переувлажнение, в сообществах данной ассоциации отмечены влаголюбивые травы: *Carex stans, Eriophorum polystachion, Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata*, встречаются гигрофильные мхи: *Drepanocladus brevifolius, D. sendtneri, D. revolvens, Philonotis fontana, Scorpidium turgescens* и др.

Типичные сообщества ассоциации распространены на водоразделах и обогащены кальцефильными видами благодаря выходам карбонатных пород в районе исследования. На пологих шлейфах склонов сланцевой гряды отмечаются сообщества, в нижних ярусах которых представлены виды, предпочитающие кислые почвы: *Dryas punctata, Salix polaris.* Среди мхов здесь произрастают *Aulacomnium turgidum, Hylocomium splendens* var. *obtusifolium.* Эти сообщества мы выделяем как вариант (var. Dryas punctata). В них, как и в типичных сообществах, хорошо выражены микрорельеф и комплексность. Под кроной ив встречаются мезофильные травы, на прогалинах — тундровые фрагменты сообществ, а в понижениях-ложбинках, вытянутых поперек склона, преобладают гигрофильные травы и мхи.

Ассоциация Carici stantis—Salicetum lanatae ass. Sekr. 1992

Субассоциация Carietosum saxatilis subass. nov. (см. таблицу, *D*).

Для сообществ ассоциации основными диагностическими группами видов являются *Arctagrostis latifolia* и *Carex stans*, индицирующие слабо дренированные и

переувлажненные почвы. Практически отсутствуют виды диагностических групп видов, индицирующих умеренно дренированные и умеренно увлажненные почвы.

Сообщества этой ассоциации часто встречаются в ложбинах стока на склонах и шлейфах сопок, реже — на заболоченных участках водоразделов.

Близкие по флористическому составу сообщества были мною описаны (Секретарева, 1992) с востока Чукотского п-ова. Однако сообщества о-ва Врангеля более сходны не с типичными сообществами ассоциации, встречающимися в относительно дренированных местообитаниях, а с сообществами var. Eriophorum polystachion, приуроченными к более обводненным и соответственно слабее дренированным местообитаниям. Кроме того, в сообществах о-ва Врангеля выделяется группа видов, индицирующих сильно обводненные и слабопроточные местообитания: *Carex saxatilis* subsp. *laxa, Dupontia psilosantha, Hierochloë pauciflora*, которые характерны для заболоченных сообществ. Учитывая это, мы выделяем сообщества с о-ва Врангеля в субассоциацию Carietosum saxatilis, к которой, вероятно, следует отнести и описанные мною ранее сообщества var. Eriophorum polystachion ассоциации Carici stantis—Salicetum lanatae.

Верхний ярус высотой 0.3—0.4 м (редко до 0.5 м), сложен *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, который образует малосомкнутые сообщества с покрытием 40—55 %. В более дренированных местообитаниях изредка сомкнутость верхнего яруса составляет 65—70 %.

В нижнем ярусе господствуют мезогигрофильные и гигрофильные травы. Основными доминантами являются осоки и пушица (*Carex stans, C. saxatilis* subsp. *laxa, Eriophorum polystachion*), разнообразно представлены влаголюбивые злаки и разнотравье (*Arctagrostis latifolia, Dupontia psilosantha, Hierochloë pauciflora, Caltha arctica, Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata, Rumex arcticus, Petasites frigidus*). В сплошном моховом покрове на микроповышениях здесь произрастают *Campylium stellatum, Distichium capillaceum, Ditrichum flexicaule, Hypnum bambergeri, H. lindbergii, Orthothecium rufescens, Tomentypnum nitens*; в мочажинах обычны *Calliergon giganteum, C. sarmentosum, Drepanocladus brevifolius, D. sendtneri, D. revolvens, Cinclidium arcticum*; под кронами ив встречаются *Bryum pseudotriquetrum, Plagiomnium ellipticum.*

В верхних, относительно дренированных частях ложбин стока отмечаются фрагменты тундр с пятнами голого суглинка и окаймляющего его валика из *Carex lugens, Salix reticulata, S. reptans*, видов *Dryas* и т. д. На пятнах голого суглинка обычны растения, предпочитающие более дренированные местообитания: *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis, Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, A. umbellatus, Deschampsia borealis, Eutrema edwardsii, Juncus biglumis* и др. Карбонатность почв района исследования заметно сказывается на флористическом составе сообществ, что выражается в присутствии в них кальцефильных видов цветковых (*Dryas chamissonis, D. integrifolia, Salix rotundifolia*) и мхов (*Bryum pseudotriquetrum, Drepanocladus sendtneri, Myurella julacea* и др.). Мы выделяем var. Dryas integrifolia, где наряду с присутствием кальцефильных видов заметно ниже встречаемость гемиацидофильных видов.

Ассоциация Petasito frigidi—Salicetum lanatae ass. Sekr. 1992

Субассоциация Alopecuretosum alpinae subass. nov. (см. таблицу, *E*).

Для сообществ ассоциации основными диагностическими группами видов являются *Arctagrostis latifolia* и *Alopecurus alpinus*, индицирующие достаточно увлажненные, но дренированные почвы.

Сообщества этой ассоциации приурочены к сырым берегам мелких водотоков на склонах и шлейфах сопок, сложенных чаще всего кислыми сланцевыми породами. На о-ве Врангеля в отличие от более южных районов Чукотки эти сообщества имеют, как правило, меньшие высоту и сомкнутость верхнего яруса; в нижнем травянистом ярусе заметно снижение флористического богатства за счет выпаде-

ния многих арктобореальных видов при большей встречаемости, а иногда и доминировании арктических видов, таких как *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis*. Таким образом, мы считаем сообщества о-ва Врангеля географическим вариантом более южных сообществ и выделяем их в субассоциацию Alopecuretosum al-pinae.

Верхний ярус высотой 0.4—0.6 м, сложен *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, который имеет сомкнутость 55—80 %. В нижнем ярусе доминируют влаголюбивые травы: *Cardamine pratensis, Rumex arcticus, Petasites frigidus*, встречается *Equisetum arvense* subsp. *boreale* — основной доминант более южных сообществ.

В сплошном моховом покрове наибольшую роль играют гигрофильные виды: *Bryum pseudotriquetrum, Calliergon giganteum, C. sarmentosum, Campylium stellatum, Drepanocladus revolvens, Plagiomnium ellipticum*, реже встречаются *Distichium capillaceum, Drepanocladus uncinatus, Hypnum lindbergii*, которые наиболее характерны для тундровых сообществ.

Кратко остановимся на экологических связях вновь описанных нами ассоциаций и их географическом ареале.

На умеренно увлажненных хорошо дренированных почвах на о-ве Врангеля представлены две ассоциации, сменяющие друг друга на рыхлых суглинистых отложениях карбонатного состава. Для пойм характерна ассоциация Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae. Через кальцефитные варианты сообществ она в краевых частях пойм сменяется ассоциацией Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae, сообщества которой более обычны на склонах невысоких сопок. При увеличении увлажнения, но достаточно хорошем дренаже на острове развивается ассоциация Petasito frigidi—Salicetum lanatae, очень характерная для сырых берегов ручьев, которая в свою очередь при сильном обводнении в ложбинах стока сменяется Carici stantis—Salicetum lanatae. Ассоциация Carici lugentis—Salicetum lanatae занимает как бы промежуточное положение по условиям увлажнения и дренированности между первыми и вторыми парами ассоциаций. По своей экологической приуроченности сообщества ассоциации ближе стоят к тундровым сообществам водоразделов, и, видимо, их следует рассматривать в одном с ними экологическом ряду.

Несколько слов о географическом ареале ассоциаций, описанных с о-ва Врангеля. Ассоциация Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae не была нами отмечена на Чукотке. Возможно, она замещает ассоциации более южных районов Чукотки, приуроченные также к наиболее дренированным умеренно увлажненным почвам. Так, многие сообщества Solidago compactae—Salicetum lanatae по флористическому составу достаточно близки к вновь описанной ассоциации, хотя в последней резко уменьшается обилие многих арктобореальных и гипоарктических трав, выпадает *Solidago compacta*, не произрастающий на о-ве Врангеля. Можно предположить, что ассоциация Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae будет ближе к ассоциациям, объединяющим сообщества, приуроченные к умеренно увлажненным хорошо дренированным местообитаниям наиболее северных регионов азиатской Арктики.

Вторая ассоциация Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae по своему флористическому составу очень близка к кустарничковым кальцефитным тундрам о-ва Врангеля, где доминируют *Dryas integrifolia, D. chamissonis, Salix rotundifolia, Saxifraga oppositifolia*. Аналогичные тундры, как отмечает В. В. Петровский (1985), широко распространены на западе Канадского арктического архипелага в районах выходов карбонатных палеозойских пород, не встречающихся в арктической Азии к западу от о-ва Врангеля. Поэтому наиболее вероятно, что ареал ассоциаций Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae лежит восточнее о-ва Врангеля, но достоверных сведений пока нет.

Ассоциация Carici lugentis—Salicetum lanatae по флористическому составу ближе всего к тундровым сообществам, встречающимся на водоразделах в районе исследования, где основными доминантами являются *Carex lugens, Dryas punctata* (или *D. chamissonis*), *Salix reptans*. Тундровые сообщества с таким набором доми-

нирующих видов широко распространены к западу от о-ва Врангеля и характерны для гипоарктических тундр в районах с менее континентальным климатом. Есть основание считать, что сообщества, относящиеся к ассоциации Carici lugentis—Salicetum lanatae, могут быть встречены и в арктических тундрах азиатского материка.

Ареал ассоциации Carici stantis—Salicetum lanatae, по имеющимся у нас данным, достаточно велик. Близкие по флористическому составу сообщества встречаются и на Таймыре, и на Чукотке, и на Аляске, хотя, несомненно, в пределах ареала сообщества ассоциации различаются в зависимости от продвижения с юга на север и с запада на восток. Их можно рассматривать на уровне субассоциаций или вариантов. В пределах ассоциации выделяются также субассоциации, связанные с некоторыми различиями в экологических условиях. Так, сообщества, приуроченные к сильно обводненным и слабопроточным местообитаниям, отнесены мною к субассоциации Carietosum saxatilis, именно они и отмечены для о-ва Врангеля.

Последняя ассоциация Petasito frigidi—Salicetum lanatae имеет не менее широкий ареал, чем предыдущая. Для сообществ, относящихся к ней, характерны доминирование влаголюбивого разнотравья и мхов, а также господство *Equisetum arvense* subsp. *boreale.* Сходные по составу сообщества не только описаны с азиатского материка, но и отмечаются на Аляске. Сообщества о-ва Врангеля представляют собой северный географический вариант этой ассоциации, где выпадают многие арктобореальные виды, заметно ниже обилие основного доминанта — хвоща.

В заключение подчеркнем, что кустарниковые сообщества ив несут на себе отпечатка растительности о-ва Врангеля в целом, представляющей собой сочетание элементов растительности арктических тундр Азии, Канадского арктического архипелага и самобытных субарктических и арктических сообществ, сформировавшихся на основе своеобразия флоры острова (Петровский, 1985).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 1—10. Л., 1961—1987.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1. С. 1—85.

Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники средней части хребта Искатень на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 45—57.

Определитель листостебельных мхов Арктики СССР / Под ред. Л. И. Савич-Любицкой. М.—Л., 1961. 716 с.

Петровский В. В. Очерк растительности острова Врангеля // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 742—751.

Секретарева Н. А. Выделение ассоциаций кустарниковых ив по флористическим критериям (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 498—508.

Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив сырых и влажных местообитаний (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 51—64.

Секретарева Н. А. Сообщества кустарниковых ив на острове Врангеля (верхнее течение р. Неизвестной) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 58—64.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 VII 1994

SUMMARY

Five new associations with *Salix lanata* subsp. *richardsonii* as a dominant plant are characterized. The associations Parrya nudicaulis—Salicetum lanatae and Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae occur in drained moderately wet habitats. The first one occupies the river flood plains, the second

occurs mainly on low mountain slopes with calcareous soils. The associations Carici lugentis—Salicetum lanatae which is close by its floristic composition to interfluve communities is distributed in shallow depressions on interfluves and lower part of mountain slopes. These communities have mosaic structure. Wet hollows and brook banks on mountain slopes are occupied by the associations Carici stantis—Salicetum lanatae and Petasito frigidi—Salicetum lanatae, which are widely distributed in the Arctic, including Chukotka, but on Wrangel Island are represented by ecological and geographical variants.

УДК 581.526:502.7/571.1 © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 5

Н. Г. Москаленко

РАЗНОГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ КРИОЛИТОЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (ПО МАТЕРИАЛАМ ИЗ РАЙОНА НАДЫМА)

N. G. MOSKALENKO. ANNUAL DYNAMICS OF PHYTOCOENOSES IN THE CRYOLITHOZONE OF WESTERN SIBERIA (BY DATA FROM NADYM REGION)

Рассмотрены результаты многолетних стационарных наблюдений за разногодичной динамикой северотаежных фитоценозов Западной Сибири (в окр. г. Надыма) в естественных условиях и на участках, нарушенных прокладкой газопровода. Для анализа разногодичных изменений растительных сообществ использован метод автокорреляции. Обработаны данные по встречаемости видов растений за 17 лет на постоянных площадках, выбранных в разных геосистемах. Выделение групп видов с разным характером разногодичных изменений встречаемости позволило оценить стабильность экотопов и проследить за влиянием техногенных нарушений.

Изучение разногодичного развития фитоценозов, тесно связанного с изменениями других компонентов природных геосистем, в первую очередь гидротермического режима почв, является ценным вкладом в познание многолетней динамики растительного покрова. В связи с этим многие исследователи уделяют этой проблеме особое внимание. Однако до настоящего времени изучались преимущественно наиболее динамичные луговые фитоценозы (Работнов, 1968; Куркин, 1969; Зайкова, 1972; Елиашевич, 1981; Швергунова и др., 1986; Гулиев, 1989, и др.); данные о разногодичной динамике фитоценозов северных равнин в литературе практически отсутствуют. Геоботанические материалы, полученные автором в ходе многолетних стационарных наблюдений на равнинах криолитозоны Западной Сибири, в какой-то степени восполняют этот пробел.

Материалы и методы исследования

Исследования проводились на стационарах Всероссийского научно-исследовательского института гидрогеологии и инженерной геологии (ВСЕГИНГЕО), расположенных в разных природных зонах Севера (тундре, лесотундре, северной тайге). На постоянных стационарных площадках размером 100 м^2 с фиксированными на местности границами ежегодно выполнялись детальные геоботанические описания. Вдоль постоянных трансект, пересекающих площадки, описывался, зарисовывался и промерялся микрорельеф. На площадках регистрировался видовой состав фитоценоза, описывалась и зарисовывалась его вертикальная и горизонтальная структура, определялись обилие растений, их жизненное и фенологическое состояние, средняя высота, а также проективное покрытие и встречаемость на 50—100 мелких учетных площадках размером 0.1 м^2.

У площадок в однотипных условиях закладывались шурфы, описывался и зарисовывался почвенный профиль, отбирались образцы для определения грану-

лометрического состава, водно-физических и химических свойств почвы. Проводились бурение и опробование 10—12-метровых скважин, в которых через каждые 0.5—1 м измерялись температуры почвы и почвообразующих пород. В летний период велись ежедекадные определения глубины сезонного протаивания и влажности почвы. Выполнялись ежедневные 4-разовые измерения температур воздуха, поверхности и верхних горизонтов почвы, влажности воздуха, количества выпавших осадков, атмосферного давления, скорости и направления ветра, суммарной и отраженной радиации. В зимний период определялись мощность и плотность снежного покрова.

Наиболее длительный ряд наблюдений (в течение 20 лет) был проведен в северной тайге. Исследования здесь велись в окр. г. Надыма в краевой части третьей озерно-аллювиальной равнины. Рельеф равнины, имеющей абсолютные высоты 30—40 м, плоский и пологоволнистый, осложненный скоплениями бугров и гряд многолетнего пучения. Приречные слаборасчлененные части равнины залесены, для центральных нерасчлененных ее частей характерны большая заболоченность и заозеренность. Равнина сложена озерно-аллювиальными верхнеплейстоценовыми зырянскими отложениями — песками с прослоями и линзами супесей и суглинков. В центральной части равнины широко распространены современные биогенные отложения, представленные торфом мощностью до 5 м. Стационар расположен в зоне островного распространения многолетнемерзлых пород. Острова многолетнемерзлых пород приурочены к торфяникам, буграм и грядам пучения. Среднегодовая температура пород изменяется от +1 до −3 °С (Андрианов и др., 1973). Из современных экзогенных геологических процессов наиболее широко развиты криогенные (преимущественно сезонное, многолетнее пучение и термокарст) и заболачивание, меньше распространены эрозия и эоловые процессы.

Для стационара характерно широкое распространение торфяных и торфяно-болотных почв. На заболоченных участках развиты торфянисто-глеевые, торфяно-глеевые и торфянисто-сильноподзолистые иллювиально-гумусово-железистые почвы. К дренированным залесенным участкам приурочены сильноподзолистые иллювиально-гумусово-железистые и подзолисто-элювиально-глееватые почвы.

Зональная растительность представлена березово-лиственничными и березово-сосновыми кустарничково-лишайниковыми редколесьями, а также лиственничными кустарничково-моховыми рединами, развитыми в приречных частях равнины. Большие площади заняты морошково-багульниково-сфагново-лишайниковыми, пушицево-осоково-сфагновыми и кустарничково-осоково-моховыми болотами. Для бугров пучения характерны кедровые багульниково-лишайниковые и багульниково-сфагново-лишайниковые редины.

Для анализа разногодичного изменения северотаежных фитоценозов был использован метод автокорреляции В. И. Василевича (1970). Использовались данные по встречаемости видов для ряда за 17 лет на 16 постоянных площадках, выбранных в разных геосистемах. В каждой геосистеме располагались 2 площадки: одна из них находилась в естественных условиях, а другая — в полосе трассы газопровода, в пределах которой в 1972 г. был вырублен древостой, сняты наземный покров и верхний торфянистый горизонт мощностью до 20 см, а также нарушен микрорельеф.

Первая пара площадок (участок *1*) располагалась на слабонаклонном мелкокочковатом дренированном участке с березово-сосновым бруснично-зеленомошно-лишайниковым редколесьем, вторая (*2*) — в переходной полосе от дренированных участков к заболоченным, с мелкобугристым микрорельефом и пятнами-медальонами, с березово-сосновой багульниково-лишайниковой рединой, третья (*3*) — на плоском кочковатом и мелкобугристом заболоченном участке с лиственничной багульниково-сфагновой рединой, четвертая (*4*) — в полосе стока с пушицево-сфагновым болотом, пятая (*5*) — на торфяно-минеральных буграх пучения высотой 2 м, с кедровыми багульниково-сфагново-лишайниковыми рединами, шестая (*6*) — на плоскобугристом болоте с морошково-багульниково-сфагново-лишайни-

ковым покровом, седьмая (*7*) — на мелкобугристом болоте с осоково-кустарничково-мохово-лишайниковым покровом, восьмая (участок *8*) — на грядово-мочажинном пушицево-осоково-моховом болоте.

Для исследованных растительных сообществ на персональном компьютере IBM по программе Statgraph вычислены коэффициенты корреляции между значениями встречаемости видов растений для соседних лет, а также через 2, 3, 4, 5, 6, 7 и 8 лет.

Результаты исследований

При анализе полученного материала использовано предложенное Василевичем (1970) выделение 4 групп видов со случайными, циклическими, нерегулярно циклическими и сукцессионными изменениями встречаемости по годам.

На естественной площадке слабонаклонного дренированного участка *1*, занятой березово-сосновым бруснично-зеленомошно-лишайниковым ценозом, все виды наземного покрова не обнаруживают случайных изменений встречаемости (см. таблицу).

Преобладают виды с нерегулярно циклическими изменениями встречаемости (43 %; см. рисунок, *1*). К этой группе относятся 3 вида кустарничков (*Andromeda polifolia, Empetrum nigrum, Vaccinium myrtillus*), 2 вида травянистых многолетников (*Calamagrostis langsdorffii, Festuca rubra*) и 4 вида лишайников и мхов (*Cladonia coccifera, C. rangiferina, Peltigera aphthosa, Polytrichum strictum*).

У 7 видов (33 %) изменения встречаемости носят циклический характер: это хамефиты *Ledum palustre, Vaccinium vitis-idaea*, криптофит *Carex globularis*, а также *Cetraria cuccullata, Cladonia alpestris, C. amaurocraea, Pleurozium schreberi.*

У *Betula nana, Arctous alpina, Vaccinium uliginosum, Cetraria islandica, Dicranum congestum* наблюдаются сукцессионные изменения встречаемости: коэффициенты корреляции у этих видов постоянно уменьшаются, что обусловлено закономерным уменьшением встречаемости видов *Arctous alpina, Cetraria islandica* и *Dicranum congestum*, приуроченных к дренированным местообитаниям, при одновременном возрастании роли *Betula nana* и *Vaccinium uliginosum*, тяготеющих к более увлажненным местам. Эта тенденция в развитии покрова березово-соснового бруснично-багульникового ценоза, по-видимому, связана с погодными условиями последних лет, отличающимися повышенным количеством осадков.

Однако в целом за период наблюдений экологические условия слабонаклонного участка стабильны, поэтому в составе ценоза виды с сукцессионными изменениями встречаемости составляют всего 24 %.

На нарушенной площадке слабонаклонного участка, ценоз которой находится в стадии формирования, как и следовало ожидать, для большей части видов (53 %) характерны сукцессионные изменения встречаемости (*Carex cinerea, C. globularis, Empetrum nigrum, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Cetraria islandica, Cladonia alpestris, C. amaurocraea, C. coccifera, C. rangiferina*), обусловленные возрастанием роли этих видов при восстановлении здесь растительного покрова.

У 4 видов (*Betula nana, Festuca ovina, Ledum palustre, Dicranum congestum*) отмечены циклические изменения встречаемости. У *Calamagrostis langsdorffii, Vaccinium myrtillus* и *Polytrichum strictum*, как и на естественной площадке, изменения встречаемости носят нерегулярно циклический характер. Такой же характер изменений на нарушенной площадке отмечен у *Betula tortuosa* и *Pleurozium schreberi.*

Сходным образом изменяется встречаемость по годам как в естественных, так и в нарушенных условиях только у немногих видов (см. таблицу).

У всех видов на естественной площадке плоского заболоченного участка покрытого лиственничной багульниково-сфагновой рединой (участок *3*), как и у видов на аналогичной площадке участка *1*, не отмечены случайные изменения встречаемости по годам. Здесь также преобладают виды с нерегулярно циклическими

Коэффициенты корреляции между значениями встречаемости видов растений через 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 и 8 лет для слабонаклонного дренированного участка *1* в естественных (*а*) и нарушенных (*б*) условиях

Виды	Условия на площадке	Годы							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Цветковые									
Andromeda polifolia L.	*а*	0.16	0.18	0.25	–0.14	–0.09	–0.2	–0.44	–0.8
	б	—	—	—	—	—	—	—	—
Arctous alpina (L.) Nied.	*а*	0.57	0.38	0.36	–0.03	–0.13	–0.21	–0.31	–0.25
	б	—	—	—	—	—	—	—	—
Betula nana L.	*а*	0.63	0.44	0.19	0.21	0.14	0.02	–0.24	–0.37
	б	0.28	–0.13	–0.31	–0.42	–0.26	0.02	0.36	0.13
B. tortuosa Ledeb.	*а*	—	—	—	—	—	—	—	—
	б	0.73	0.09	0.13	–0.22	–0.27	–0.12	–0.07	–0.12
Calamagrostis langsdorfii (Link.) Trin	*а*	0.05	-0.12	0.18	–0.05	–0.06	–0.06	–0.19	–0.31
	б	0.59	0.27	0.14	–0.13	–0.28	–0.33	–0.34	–0.22
Carex cinerea Poll.	*а*	—	—	—	—	—	—	—	—
	б	0.56	0.37	0.21	0.06	–0.21	–0.21	–0.31	–0.22
C. globularis L.	*а*	0.1	0.07	0.08	0.05	–0.14	0.17	–0.35	–0.19
	б	0.84	0.66	0.46	0.25	0.05	–0.15	–0.36	–0.42
Empetrum nigrum L.	*а*	0.08	0.28	0.44	0.02	–0.06	0.05	–0.09	–0.27
	б	0.82	0.69	0.51	0.35	0.15	0.01	–0.13	–0.25
Festuca ovina L.	*а*	—	—	—	—	—	—	—	—
	б	–0.23	0.07	0.02	–0.33	0.04	–0.25	0.2	0.01
F. rubra L.	*а*	0.33	0.25	0.06	0.12	-0.3	-0.25	–0.05	–0.09
	б	—	—	—	—	—	—	—	—
Ledum palustre L.	*а*	–0.05	0.06	0.0	–0.04	0.05	–0.06	0.01	0.09
	б	0.58	0.44	0.23	–0.09	–0.03	–0.08	0.0	0.03
Pinus silvestris L.	*а*	—	—	—	—	—	—	—	—
	б	0.74	0.48	0.33	0.1	0.0	–0.02	–0.15	–0.25
Vaccinium myrtillus L.	*а*	0.21	0.22	0.52	0.11	0.08	–0.06	0.03	–0.19
	б	0.12	0.23	0.15	–0.03	0.03	0.03	–0.06	0.0
V. uliginosum L.	*а*	0.75	0.58	0.35	0.19	0.11	–0.07	–0.21	–0.34
	б	0.46	0.3	0.3	0.28	0.25	0.03	–0.18	–0.08
V. vitis-idaea L.	*а*	0.16	0.01	0.19	–0.13	–0.06	0.03	–0.32	–0.3
	б	0.72	0.59	0.36	0.21	0.03	–0.02	–0.01	–0.07
Лишайники и мхи									
Cetraria cucullata (Bell.) Ach.	*а*	–0.15	–0.05	0.3	–0.35	0.0	0.1	–0.15	–0.1
	б	—	—	—	—	—	—	—	—
C. islandica (L.) Ach.	*а*	0.58	0.31	0.19	0.14	0.06	–0.13	–0.14	–0.05
	б	0.67	0.37	0.33	0.22	0.14	0.1	–0.03	–0.24
Cladonia alpestris (L.) Rabh.	*а*	–0.17	0.07	–0.03	0.09	0.1	–0.08	–0.17	0.18
	б	0.56	0.42	0.3	0.2	0.09	0.12	–0.09	–0.23
C. amaurocraea (Floerke) Schaer.	*а*	0.32	0.1	–0.1	–0.17	–0.19	–0.18	–0.16	0.03
	б	0.68	0.25	0.14	0.27	0.26	0.03	–0.16	–0.29
C. coccifera (L.) Willd.	*а*	0.37	–0.01	-0.36	–0.32	–0.2	–0.11	–0.04	–0.15
	б	0.73	0.62	0.46	0.31	0.18	0.04	–0.16	–0.3
C. rangiferina (L.) Web.	*а*	0.24	0.31	0.03	0.1	0.17	–0.13	0.03	–0.46
	б	0.42	0.28	0.07	0.15	–0.04	–0.05	–0.04	–0.11

Виды	Условия на площадке	Годы							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Dicranum congestum Brid.	*а*	0.54	0.44	0.33	0.28	0.05	–0.13	–0.19	–0.24
	б	0.22	-0.07	0.0	0.24	0.12	–0.06	–0.24	–0.26
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	*а*	0.17	0.3	–0.06	–0.1	0.19	–0.13	0.03	–0.36
	б	—	—	—	—	—	—	—	—
Pleurozium schreberi (Brid.) Witt.	*а*	0.08	–0.47	0.04	0.16	–0.23	–0.31	0.04	0.07
	б	0.55	0.3	0.38	0.18	0.07	0.22	–0.07	–0.27
Polytrichum strictum Brid.	*а*	0.49	0.37	0.16	–0.13	–0.16	–0.07	0.05	–0.01
	б	0.32	0.28	0.22	-0.04	0.11	0.09	–0.03	–0.26

Примечание. Использованы данные наблюдений за 1976—1992 гг.

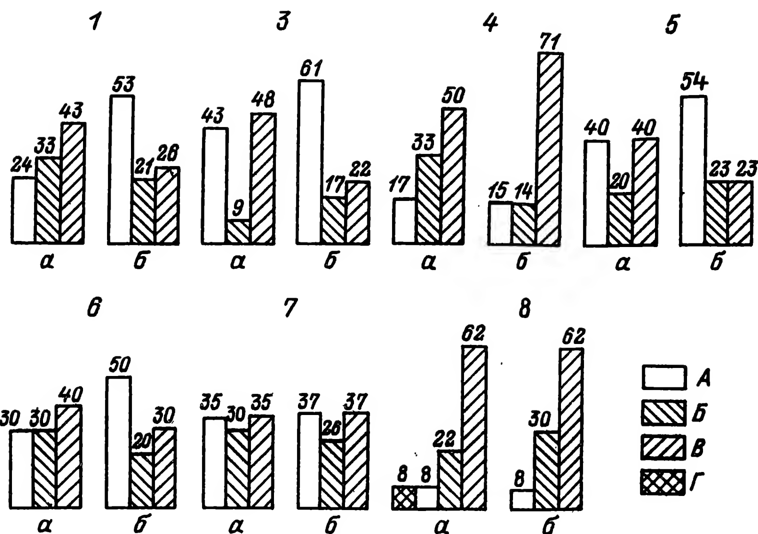
изменениями встречаемости (48 %; см. рисунок, *3*). К этой группе отнесено 10 видов, из них 4 (*Andromeda polifolia, Calamagrostis langsdorffii, Empetrum nigrum, Vaccinium myrtillus*) принадлежат к этой же группе и на участке *1*, 4 (*Carex rotundata* Wahlenb., *Eriophorum vaginatum* L., *Shpagnum angustifolium* C. Jens., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr.) в пределах участка *1* не встречаются, у 1 вида (*Ledum palustre*) на участке *1* обнаружены циклические изменения и еще у 1 вида (*Betula nana*) — сукцессионные.

Заболоченный участок, граничащий с плоским травяно-моховым болотом, и в естественных условиях подвергается заболачиванию, которое усиливается при нарушении почвенного и растительного покрова. В связи с этим на естественной площадке заболоченного участка значительное участие (43 %) в сложении покрова принимают растения, для которых характерны сукцессионные изменения встречаемости. Это *Rubus chamaemorus* L., *Carex globularis, Oxycoccus micro-carpus* Turcz. ex Rupr., *Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Cladonia alpestris* и *C. rangiferina*, приуроченные к кочкам, площадь которых сокращается. Напротив, роль *Sphagnum lindbergii* Schimp., характерного для мочажин, расширяющихся по площади, возрастает. У 2 видов на заболоченном участке (*Eriophorum polystachion* L., *Polytrichum commune* Hedw.) изменения встречаемости по годам носят циклический характер.

На нарушенной площадке заболоченного участка доля видов, у которых отмечены сукцессионные изменения встречаемости, значительно возрастает (61 %). К этой группе относятся 3 вида (*Carex globularis, Rubus chamaemorus, Sphagnum lindbergii*), у которых и на естественной площадке отмечены сукцессионные изменения встречаемости. У 4 видов (*Empetrum nigrum, Eriophorum vaginatum, Ledum palustre, Sphagnum angustifolium*) на естественной площадке отмечались нерегулярно циклические изменения встречаемости, у *Eriophorum polystachion* — циклические, а остальные виды (*Carex aquatilis* Wahlenb., *Juncus filiformis* L., *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske) на естественной площадке не росли.

У 4 видов (*Andromeda polifolia, Eriophorum scheuchzeri* Hoppe, *Vaccinium uliginosum, Polytrichum commune*) изменения встречаемости на нарушенной площадке носят нерегулярно циклический характер; у 3 видов (*Carex limosa* L., *C. rotundata, Dicranum congestum*) отмечены циклические изменения встречаемости с продолжительностью цикла более 5 лет.

На плоском пушицево-сфагновом болоте (участок *4*), растительный покров на котором быстро восстанавливается (Москаленко, 1975) и близок к естественному, у большинства видов как на естественной площадке, так и на нарушенной наблюдаются нерегулярно циклические изменения встречаемости (см. рисунок, *4*). На естественной площадке к таким видам относятся *Carex rotundata, Cha-*



Изменения встречаемости видов растений северотаежных геосистем в естественных (*а*) и нарушенных (*б*) условиях.

Изменения встречаемости, %: *А* — сукцессионные, *Б* — циклические, *В* — нерегулярно циклические, *Г* — случайные. *1, 3—8* — участки наблюдений (объяснения в тексте).

maedaphne calyculata (L.) Moench и *Sphagnum lindbergii.* Такой же характер изменения встречаемости у *Carex rotundata* отмечен и на площадке с нарушенным покровом (участок *3*).

На нарушенной площадке, кроме *Carex rotundata* и *Sphagnum lindbergii*, в эту группу входят *Carex aquatilis, C. limosa* и *Eriophorum scheuchzeri*, не отмеченные на естественной площадке, а также *E. russeolum* Fries, у которого на естественной площадке изменения встречаемости носят циклический характер. В связи с этим участие видов с нерегулярно циклическими изменениями встречаемости на нарушенном болоте даже увеличилось.

Циклические изменения встречаемости на естественной и нарушенной площадках наблюдаются у *Polytrichum commune* с продолжительностью цикла 4—5 лет (такой же характер изменения встречаемости отмечен для этого вида и на естественной площадке участка *3*). Сукцессионные изменения наблюдались у *Eriophorum polystachion*, встречаемость которого на обеих площадках болота в ходе его развития закономерно увеличивается.

На естественной площадке торфяно-минерального бугра пучения (участок *5*), занятой кедровой багульниково-лишайниковой рединой, наряду с видами с нерегулярно циклическими изменениями встречаемости (*Betula nana, Carex globularis, Vaccinium uliginosum, Cladonia alpestris, Dicranum congestum, Pleurozium schreberi*) такую же роль в составе ценоза играют виды с сукцессионными изменениями встречаемости (*Ledum palustre, Vaccinium vitis-idaea, Cetraria cucullata, Cladonia coccifera, Polytrichum strictum*) (см. рисунок, *5*). В данном случае это, по-видимому, связано с тем, что медленный рост бугра, окруженного топяными болотами, продолжается, это вызывает закономерные изменения встречаемости ряда видов: у кустарничков и политриховых мхов встречаемость постепенно растет, а у лишайников уменьшается. Для 3 видов (*Cladonia rangiferina, Cetraria nivalis* (L.) Ach., *C. islandica*) характерны циклические изменения встречаемости с продолжительностью цикла более 5 лет.

На нарушенной площадке бугра преобладают виды (54 %), у которых отмечены сукцессионные изменения встречаемости: *Vaccinium vitis-idaea* и *Polytrichum*

strictum (такие же изменения встречаемости у них отмечены и на естественной площадке), а также *Betula nana, Carex globularis, Vaccinium uliginosum, Cladonia rangiferina* и *Dicranum congestum*, у которых в естественных условиях изменения встречаемости носят нерегулярно циклический характер. У 3 видов на нарушенной площадке (*Ledum palustre, Cladonia rangiferina, Cetraria cucullata*) встречаемость изменяется нерегулярно циклически, а у *Cetraria nivalis* и *Cladonia coccifera* изменения встречаемости носят циклический характер, причем у последнего вида продолжительность цикла составляет 4 года, а у первого — более 5 лет. У *Cetraria nivalis* встречаемость также изменяется и на естественной площадке.

На плоскобугристом болоте (участок *6*), на котором в естественных условиях развит морошково-багульниково-сфагново-лишайниковый покров, как и на естественных площадках ранее рассмотренных участков, наибольшее участие (44 %) в сложении покрова принимают виды с нерегулярно циклическими изменениями встречаемости (*Ledum palustre, Oxyccocus microcarpus, Rubus chamaemorus, Cladonia rangiferina, C. amaurocraea, Cetraria cucullata, Pleurozium schreberi*) (см. рисунок, *6*). Одинаковую роль в ценозе (30 %) играют виды с циклическими и сукцессионными изменениями встречаемости. Циклически изменяется встречаемость у *Andromeda polifolia, Betula nana, Eriophorum vaginatum, Vaccinium vitis-idaea* и *Cladonia alpestris.* Сукцессионные изменения встречаемости наблюдаются у *Carex globularis, Cetraria islandica, Dicranum congestum, Polytrichum commune* и *Sphagnum fuscum.*

На нарушенной площадке плоскобугристого болота число видов, у которых отмечены сукцессионные изменения встречаемости, увеличивается в 2 раза. В группу видов с такими изменениями встречаемости входят *Eriophorum vaginatum, Oxyccocus microcarpus, Rubus chamaemorus, Cladonia alpestris, C. rangiferina, Cetraria cucullata, C. islandica, Dicranum congestum, Sphagnum fuscum* и *S. angustifolium.* Нерегулярно циклические изменения встречаемости наблюдаются у *Betula nana, Carex rotundata, Ledum palustre, Vaccinium vitis-idaea* и *Cladonia amaurocraea.* Циклические изменения встречаемости характерны для *Andromeda polifolia, Carex globularis, Eriophorum polystachion* и *Polytrichum commune.* Сходным образом изменяется встречаемость по годам как в естественных, так и в нарушенных условиях только у немногих видов: *Andromeda polifolia* (циклические изменения), *Cetraria islandica, Dicranum congestum, Sphagnum fuscum* (сукцессионные), *Ledum palustre* и *Cladonia amaurocraea* (нерегулярно циклические изменения).

На естественной площадке мелкобугристого болота с осоково-кустарничково-мохово-лишайниковым покровом (участок *7*), как и на торфяно-минеральном бугре, в сложении ценоза равное участие (35 %) принимают виды с нерегулярно циклическими и сукцессионными изменениями (см. рисунок, *7*). К группе видов с нерегулярно циклическими изменениями встречаемости относятся *Carex globularis, Chamaedaphne calyculata, Eriophorum polystachion, Rubus chamaemorus, Vaccinium uliginosum, Cladonia amaurocraea, Cetraria cucullata* и *Dicranum congestum.* На мелкобугристом болоте, окруженном топями, за период наблюдений отмечены расширение площади мочажин и сокращение площади бугорков. Поэтому здесь значительна роль видов, для которых характерны сукцессионные изменения встречаемости: *Andromeda polifolia, Empetrum nigrum, Eriophorum vaginatum, Ledum palustre, Cladonia rangiferina, Cetraria nivalis, Sphagnum fuscum* и *Carex rotundata.* За годы исследований встречаемость *Eriophorum vaginatum, Ledum palustre, Cladonia rangiferina, Cetraria nivalis* и *Sphagnum fuscum*, приуроченных к бугоркам, закономерно уменьшается, напротив, встречаемость вида *Andromeda polifolia*, тяготеющего к мочажинам, увеличивается.

По сравнению с видами с нерегулярно циклическими и сукцессионными изменениями встречаемости немного меньшее участие в составе ценоза естественной площадки принимают виды с циклическими изменениями (*Betula nana, Oxycoccus microcarpus, Vaccinium vitis-idaea, Cladonia alpestris, Cetraria islandica, Polytrichum commune, Sphagnum lindbergii*). У большей части этих видов продолжитель-

ность цикла превышает 5 лет, только у *Oxycoccus microcarpus* и *Polytrichum commune* она составляет 3—4 года.

На нарушенной площадке мелкобугристого болота, как и в естественных условиях, одинаковую роль в составе ценоза играют виды с сукцессионными (*Eriophorum russeolum, Ledum palustre, Rubus chamaemorus, Vaccinium uliginosum, Cladonia alpestris, Cetraria cucullata, C. islandica*) и нерегулярно циклическими (*Andromeda polifolia, Betula nana, Carex globularis, Chamaedaphne calyculata*) изменениями встречаемости, несколько меньшую — виды с циклическими изменениями (*Vaccinium vitis-idaea, Betula nana, Carex globularis, Cladonia rangiferina, Cetraria nivalis, Sphagnum fuscum*). Сходство в характере разногодичных изменений встречаемости на естественной и нарушенной площадках мелкобугристого болота свидетельствует о значительной близости сформировавшегося на нарушенной площадке сообщества к исходному.

Как и на плоскобугристом болоте, в условиях мелкобугристого болота на естественной и нарушенной площадках сходные изменения встречаемости обнаруживаются лишь у немногих видов: *Carex globularis, Chamaedaphne calyculata, Dicranum congestum* (нерегулярно циклические изменения), *Ledum palustre* (сукцессионные) и *Vaccinium vitis-idaea* (циклические изменения).

На грядово-мочажинном болоте (участок *8*) с кустарничково-осоково-моховыми сообществами на грядах и пушицево-осоково-гипновыми в мочажинах, развитыми как в естественных, так и в нарушенных условиях, преобладают виды с нерегулярно циклическими изменениями встречаемости (62 %; см. рисунок, *8*).

На естественной площадке грядово-мочажинного болота к этой группе видов относятся *Andromeda polifolia, Carex rotundata, C. vesicaria* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Sphagnum lindbergii, Polytrichum commune* и *Drepanocladus exannulatus* (B. S. G.) Warnst. На нарушенной площадке первые 4 вида ведут себя так же, кроме них здесь в эту группу входят *Carex aquatilis, Chamaedaphne calyculata, Eriophorum polystachion* и *E. russeolum*. Циклические изменения встречаемости в естественных условиях отмечены у *Carex chordorrhiza* Ehrh., *C. limosa* и *Eriophorum polystachion*. На нарушенной площадке такой характер изменений встречаемости сохраняется у *Carex chordorrhiza, C. limosa, Menyanthes trifoliata* и *Drepanocladus exannulatus*. Сукцессионные изменения встречаемости наблюдаются в естественных условиях только у *Eriophorum russeolum*, а в нарушенных — только у *Carex vesicaria*. На естественной площадке изменения встречаемости *Chamaedaphne calyculata* носят случайный характер.

Заключение

Анализ разногодичных изменений естественных и антропогенных фитоценозов по методу автокорреляции позволяет сделать следующие выводы.

Для естественных фитоценозов выделение групп видов с разным характером разногодичных изменений встречаемости дает возможность выявлять ценозы, развитые в относительно стабильных и заметно изменяющихся экологических условиях. Для состава ценозов со стабильными условиями характерны небольшое участие видов с сукцессионными и преобладание видов с нерегулярно циклическими изменениями встречаемости, как это можно наблюдать в березово-сосновом бруснично-зеленомошно-лишайниковом редколесье слабонаклонного дренированного участка или в пушицево-сфагновом сообществе плоского болота.

В ценозах, приуроченных к экотопам, в которых постепенно изменяются условия увлажнения (происходит заболачивание или осушение), существенно возрастает число видов с сукцессионными изменениями встречаемости и уменьшается содержание видов с нерегулярно циклическими. Это отмечается в ценозах, развитых на плоском заболоченном участке или мелкобугристом болоте, подвергающихся постепенному заболачиванию, или в ценозе на торфяно-минеральном бугре, испытывающем осушение, вызванное ростом бугра.

Характер разногодичных изменений встречаемости у одного и того же вида в контрастных экологических условиях различен, но в сходных экологических условиях он может сохраняться. Например, у кукушкина льна на болоте и заболоченном участке наблюдаются циклические изменения встречаемости, а на дренированном участке эти изменения носят нерегулярно циклический характер.

Под влиянием нарушения в большинстве природных геосистем заметно возрастает участие видов с сукцессионными изменениями встречаемости и уменьшается участие видов с нерегулярно циклическими изменениями. Только в геосистемах с быстро восстанавливающимся растительным покровом (плоские, грядово-мочажинные и мелкобугристые болота) число видов с сукцессионными изменениями встречаемости не возрастает, а число видов с нерегулярно циклическими изменениями не уменьшается (а на плоском болоте даже увеличивается за счет внедрения новых видов).

У немногих видов в нарушенных условиях сохраняется тот же характер изменений встречаемости, какой был у них в естественных условиях, а у большинства видов характер разногодичных изменений встречаемости под влиянием нарушения изменяется.

Рассмотренный анализ материалов выполнен при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрианов В. Н., Козлов А. Н., Крицук Л. Н. Инженерно-геокриологические условия бассейна среднего течения р. Надым // Тр. ВСЕГИНГЕО. М., 1973. Вып. 62. С. 79—89.

Василевич В. И. Метод автокорреляции при изучении динамики растительности // Тр. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 38. Вып. 1. С. 17—23.

Гулиев С. И. Флуктуация интегральных параметров видов субальпийских лугов Восточного Кавказа // Тр. 20 Науч. конф. молодых ученых биол. фак. МГУ. М., 1989. Ч. 1. С. 43—47.

Елшаевич Н. В. О разногодичной изменчивости пойменных лугов // Экология. 1981. № 3. С. 29—38.

Зайкова В. А. Использование метода среднего расстояния между ценозами для анализа разногодичной изменчивости лугов Карелии // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М., 1972. С. 84—89.

Куркин К. А. Основные закономерности и типы циклов климатогенной изменчивости луговых биогеоценозов Барабинской лесостепи // Проблемы ботаники. Л., 1969. Т. 11. С. 173—182.

Москаленко Н. Г. Особенности процесса восстановления растительного покрова на трассах линейных сооружений севера Западной Сибири // Изв. ВГО. 1975. Т. 107. Вып. 1. С. 62—67.

Работнов Т. А. Флуктуационная изменчивость фитоценозов // Матер. по динамике растительного покрова. Владимир, 1968. С. 5—8.

Швергунова Л. В., Горяинова И. Н., Микляева И. М., Михайлова Г. А. Анализ разногодичной изменчивости лугов пастбищного использования (по синтаксонам флористической классификации) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 2. С. 113—121.

Всероссийский научно-исследовательский
институт гидрогеологии и инженерной геологии
Москва

Получено 19 VII 1994

SUMMARY

The results of long-term stationary observations of the annual dynamics of northern taiga phytocoenoses in West Siberia near Nadym under natural conditions and those destroyed by the construction of the gas pipeline are considered. The method of autocorrelation for the analysis of

annual changes of plant communities was used. The frequency of plant species for each of 17 years on permanent plots selected in different natural geosystems was determined. The recognition of groups of species with the different pattern of frequency annual changes allows to estimate the stability of ecotopes and the effects of technogenic destructions.

УДК 581.526.33 (571.6./62)

Т. А. Копотева

ЭКЗОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ НА БОЛОТАХ ПРИАМУРЬЯ

T. A. KOPOTEVA. DEMUTATION-DEGRESSION SUCCESSIONS IN MIRES OF PRIAMURYE

Обсуждаются результаты многолетних наблюдений за динамикой растительности мезотрофного кустарничково-сфагнового болотного сообщества, находящегося под влиянием палов и других факторов антропогенного воздействия. На основании данных картирования и динамики фитомассы дается анализ перестройки структуры растительности фитоценоза в результате изменений трофности.

Заболоченность низменностей Приамурья местами достигает 70 % и более из-за климатических и некоторых других факторов. Около половины болот в южной части Приамурья относится к гетеротрофному и мезотрофному типам, в основном это древесно-сфагновые и кустарничково-сфагновые (Прозоров, 1985). В северной части Приамурья болота этих типов занимают более 80 % от их общей площади. Преобладающим направлением эволюции болот в Приамурье («эндодинамического развития», по Ю. С. Прозорову) считается разрастание положительных форм микрорельефа с олиготрофной растительностью, т. е. увеличение площади подушек и гряд за счет мочажин (понижений). Это осуществляется «путем экспансии олиготрофных сфагновых мхов, формирующих подушки» (Прозоров, 1985 : 98).

К концу 80-х годов на болотах Приамурья описаны как все современные смены эндодинамического (ненарушенного) развития, так и различные экзогенные сукцессии (Анисимов и др., 1973; Прозоров, 1974, 1985). В европейской части России этот этап изучения болот закончился значительно раньше, чем на Дальнем Востоке, и в последнее десятилетие основное внимание уделялось динамике растительности под влиянием осушения (Грабовик, 1985, 1991).

На юге Приамурья из-за климатических особенностей (крайне неравномерного, пульсирующего характера увлажнения) очень часты лесные пожары и палы. В засушливые периоды горят заболоченные пространства — мари (Костырина, 1983), выгорают окраины крупных болотных массивов, а небольшие массивы выгорают полностью. Это явление отмечалось Ю. С. Прозоровым в качестве одного из факторов, «существенно препятствующих развитию процессов болотообразования на юге Дальнего Востока» (Прозоров, 1985 : 25).

Нами подсчитано, что за последние 40 лет (1940—1980 гг.) в разных районах южной части Хабаровского края засушливые периоды, иначе говоря, «периоды с повышенной пожароопасностью» (весенний, летний, осенний) складывались от 14 до 20 раз (Костырина, 1983 : 118). В такие периоды уровень болотных вод на мезотрофных и гетеротрофных кустарничково-сфагновых болотах опускается на некоторое время ниже поверхности мочажин (а перепад высот между поверхностями подушек, гряд и мочажин достигает 20—40 см); пересыхающий вследствие этого сфагновый покров подушек обладает высокой воспламеняемостью.

Если послепожарные сукцессии лесов южной части Дальнего Востока хорошо

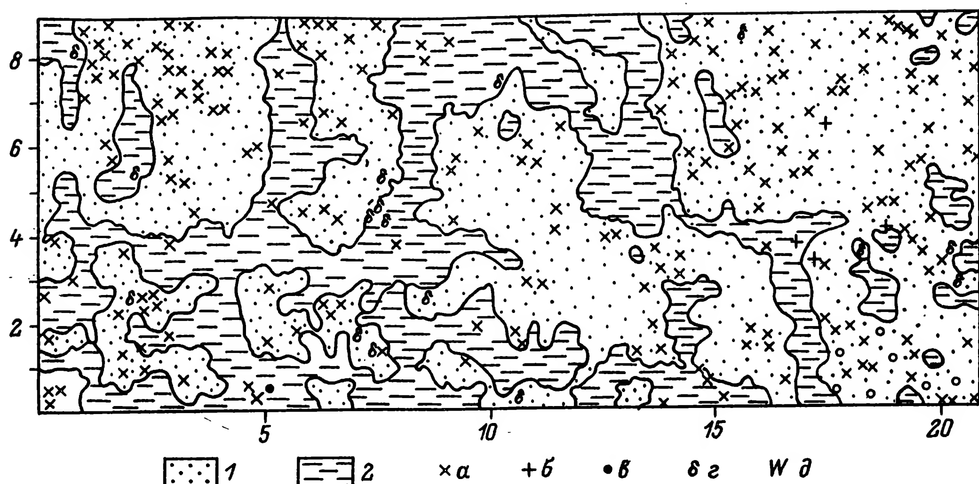


Рис. 1. Фрагмент картосхемы растительного покрова мезотрофного травяно-кустарничково-сфагнового болота, 1980 г.

1 — микроценоз № 1, травяно-кустарничковый: *Chamaedaphne calyculata* (40—50 %), *Salix myrtilloides* (10—15), *Oxicoccus microcarpus* (до 5), *Calamagrostis neglecta* + *Carex lasiocarpa* (10—15), *Sphagnum magellanicum* (5—15 %), *Andromeda polifolia, Carex limosa, Iris laevigata* и *Eriophorum* sp. (ед.); *2* — микроценоз № 2, травяно-кустарничково-моховой: *Andromeda polifolia* (10—20 %), *Chamaedaphne calyculata* (20—30), *Oxicoccus microcarpus* (10—30), *Calamagrostis neglecta* + *Carex lasiocarpa* (10—15), *Sphagnum magellanicum* + *S. fallax* (90—100 %) (подушки); *а* — *Betula ovalifolia* (парциальный куст), *б* — *Carex schmidtii* (кочки), *в* — *Pedicularis grandiflora*, *г* — *Betula platyphylla* (подрост), *д* — *Calamagrostis langsdorffii* (поселения на кочках).

изучены (Комарова, 1992), то демутационные (восстановительные) сукцессии на болотах этого региона совершенно не изучались. Между тем восстановление растительности болотных фитоценозов после палов в основном зависит от гидрологических условий, складывающихся на болотах в постпирогенный период.

В связи с этим одна из задач наших исследований — изучение динамики растительности болотного сообщества, периодически подвергающегося пирогенным воздействиям, в условиях естественных колебаний уровня увлажненности.

Объект и методика исследований

В качестве объекта наблюдений было взято мезотрофное травяно-кустарничково-сфагновое болото в 300 м к югу от с. Славянка Нанайского р-на Хабаровского края, расположенное на первой надпойменной террасе р. Амур. Массив небольшой (200 × 300 м), ввиду близкого расположения жилья он периодически подвергается вытаптыванию и выжиганию (палам). По нашим наблюдениям и опросам жителей, интенсивные палы происходили в октябре 1976 г. и в апреле 1983 г.: были уничтожены до 70—80 % мохового покрова, все надземные части кустарникового и кустарничково-травяного ярусов.

В растительном покрове сообщества выделяются 3 яруса: кустарниковый из *Betula ovalifolia* Rupr. и очень редкого возобновления *B. platyphylla* Sukacz.; кустарничково-травяной с доминированием *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench.; моховой, образованный извилистой формы подушками из *Sphagnum magellanicum* Brid., а в понижениях — пятнами *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. emend. Isov. В пределах сообщества выделяются 2 основных микроценоза (по: Мазинг, 1988) (рис. 1, 2).

Наблюдения за динамикой элементов мозаики фитоценоза проводились в течение 1980—1982, 1985 и 1991 гг. Основной метод исследований — крупномасштабное картирование пространственного размещения элементов мозаики. Границы микроценозов устанавливались визуально и наносились на картосхему.

Пробная площадь была заложена в 1980 г., границы установлены при помощи буссольной съемки и маркированы. Первое картирование было проведено в августе 1980 г., повторное — через 11 лет в 1991 г. Для выявления характера функционирования фитоценоза в течение 3 лет (1980—1982 гг.) изучалась сезонная динамика запасов фитомассы растений кустарничково-травяного яруса и сфагновых мхов (Копотева, 1993). Для определения динамики продуктивности кустарникового яруса проводился учет запасов различных фракций фитомассы методом «моделей».

Результаты и их обсуждение

Наблюдения показали, что в растительном покрове за 11 лет произошли значительные изменения главным образом дигрессивного характера. Сравнение элементов мозаики растительного покрова на рис. 1 и 2 дает возможность проследить характер изменений. Прежде всего резко уменьшилась площадь травяно-кустарничково-мохового микроценоза (№ 2), который собственно определяет физиономические характеристики мезотрофных болот: в 1980 г. общая площадь сфагновых подушек (микроценоз № 2) составляла 26, а в 1991 г. — уже менее 9 %. Видовой состав микроценоза № 2 тоже претерпел изменения: почти исчез подбел *Andromeda polifolia* L., наиболее олиготрофный из числа обитающих здесь видов, зато появилась ива черничная *Salix myrtilloides* L., что явно указывает на усиление евтрофикации условий обитания микроценоза.

В составе микроценоза № 1 (травяно-кустарничкового) тоже видны изменения: уменьшилась численность клюквы *Oxycoccus microcarpus* Turcz., что объясняется снижением площади, покрытой сфагновыми мхами, — от 5—15 % (иногда до 30 %) в 1980 г. до 5 % и менее в 1991 г. Олигомезотрофный *Sphagnum magellanicum* почти полностью сменился евтрофным *S. fallax*, кроме того, в понижениях в большом количестве поселились зеленые мхи (*Aulacomnium turgidum*

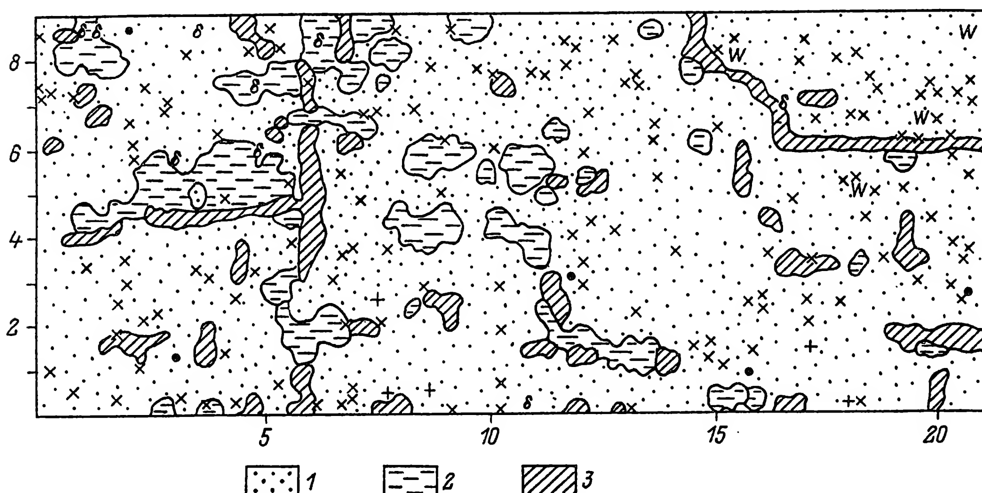


Рис. 2. Фрагмент картосхемы того же фитоценоза, что и на рис. 1, 1991 г.

1 — микроценоз № 1: *Chamaedaphne calyculata* (30—40 %), *Salix mirtilloides* (5—10 %), *Andromeda polyfolia* (ед.), *Calamagrostis neglecta* + *Carex lasiocarpa* (10—15 %), *Oxicoccus microcarpus* (ед.), *Sphagnum fallax* (до 5 %), *Aulacomnium turgidum* (ед.); *2* — микроценоз № 2: *Chamaedaphne calyculata* (15—20 %), *Oxicoccus microcarpus* (20), *Salix mirtilloides* (5—10), *Calamagrostis neglecta* + *Carex lasiocarpa* (10—15 %), *Andromeda polyfolia* (ед.), *Sphagnum magellanicum* (80—90 %) (подушки); *3* — микроценоз № 3 (мочажины вытянутой формы): *Oxicoccus microcarpus* (до 10 %), *Chamaedaphne calyculata* (ед.), *Carex lasiocarpa* + *C. pseudocuraica* (до 5 %), *Sphagnum magellanicum* + *S. fallax* (70—80), *Aulacomnium turgidum* (до 5), обнаженные торф и очес (20—30 %). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 1

Годичный прирост фитомассы в кустарничково-травяном и сфагновом ярусах мезотрофного травяно-кустарничково-сфагнового болота в разные по увлажнению годы

Показатели	Годы	
	1981	1982
Годичный прирост (продукция), г/м^2 абс. сух. массы		
Кустарнички:		
надземная часть,	91	207
в том числе доминант	52	112
подземная часть	46	1419
Травянистые:		
надземная часть	68	136
подземная часть	86	1127
Сфагновые мхи	317	33
Сообщество в целом:	608	2922
надземная часть	476	376
подземная часть	132	2546
Осадки, мм:		
за год	950	574
за июнь—август	595	146

Примечание. Среднемноголетняя норма осадков за год — 686 мм, за летние месяцы — 300 мм; в суммы продукции сообщества не включен прирост фитомассы кустарничкового яруса.

(Wahlenb.) Schwaegr.). Все это опять же указывает на усиление евтрофикации местообитания. Наконец, хотя видовое разнообразие за период наблюдений почти не изменилось, пестрота (мозаичность) растительного покрова заметно увеличилась. При картировании в 1991 г. были выделены вытянутой формы мочажины (обводненные понижения), образованию которых способствовало, по-видимому, вытаптывание, так как население поселка за последние годы в летние периоды значительно увеличилось (за счет туристов). Поверхность этих мочажин занята на 70—80 % евтрофными сфагновыми и зелеными мхами, в основном это *S. fallax*. Остальные 20—30 % поверхности — обнаженные торф и очес погибших мхов (рис. 2). Экологические условия этого микроценоза неблагоприятны для обычного доминанта кустарничково-травяного яруса — хамедафны, поэтому возобновляется здесь главным образом клюква, лучше приспособленная к сообитанию со сфагновыми мхами.

Наблюдения за восстановлением растительности в первый и второй сезоны после пала показывают, что определяющим фактором при этом является уровень болотных вод, особенно в начале вегетационного периода. При достаточно длительном стоянии уровня вод выше поверхности мочажин и понижений сфагновый покров полностью восстанавливается к середине—концу второго сезона. При низком уровне болотных вод (ниже 20 см от поверхности мочажин) восстановления сфагновых мхов не происходит, зато бурно разрастаются кустарнички и кустарники.

При проведенном нами учете прироста основных компонентов растительного сообщества в различные по уровню и распределению летних атмосферных осадков вегетационные сезоны (табл. 1) выявлено, что объем продукции всех компонентов может очень сильно колебаться. Учеты проводились на 5—6-м году после послед-

ТАБЛИЦА 2

Результаты учета запасов фитомассы и прироста в кустарниковом ярусе методом «моделей» (*Betula ovalifolia*)

Характеристика моделей и показатели продуктивности	Время учета	
	VIII 1981	VII 1985
Средняя высота модели, см	98	108
Среднее количество экземпляров на 100 $м^2$, шт.	118	122
Фракционный состав моделей:		
листья с генеративными органами, г	41	54
побеги этого года, г	2.7	3.7
ветви живые, г	63	79
опад ветвей, г	19	47
Надземная фитомасса, г/$м^2$	125	167
Подземная фитомасса, г/$м^2$	23	57
Подземное растительное вещество, г/$м^2$	390	431
Годичный надземный прирост, г/$м^2$	61	84

Примечание. Прирост многолетних стеблей кустарников принят равным 20 % от фитомассы листьев (Елина и др., 1984).

него пала. В надземной части фитоценоза в условиях переувлажнения самый большой объем продукции дают сфагновые мхи — до 3 т/га в год. В засушливые годы их продукция резко снижается — до 0.3 т/га в год. Продукция кустарничков, наоборот, значительно больше в сухие периоды. В условиях пониженного уровня болотных вод (ниже 10—20 см от поверхности мочажин) кустарнички могут давать до 2.1 т/га в год надземных частей и до 14.2 т/га в год корней (учет 1982 г.). В условиях же переувлажнения продукция кустарничков уменьшается до 0.9 т/га в год в надземной части и до 0.5 т/га в год в подземной (учет 1981 г.). Но в любом случае около половины (54—57 %) прироста надземных частей кустарничков приходится на долю доминанта (хамедафны). Продукция травянистых растений менее всего зависит от увлажнения. Она изменяется в надземной части от 0.7 т/га в год во влажных условиях (1981 г.) до 1.4 т/га в год в сухих (1982 г.) и от 0.9 до 11 т/га в год соответственно в подземной сфере.

Таким образом, бóльшую часть продукции в условиях переувлажнения обеспечивают сфагновые мхи — основной торфообразователь. В наших исследованиях на их долю пришлось 52 % от общей продукции фитоценоза во влажном 1981 г. В значительно более сухом 1982 г. (сумма летних осадков в 4 раза меньше) мхи дали всего лишь 1.1 % от общей продукции сообщества. Остальные 98.9 % приходятся на долю сосудистых растений. Эти цифры прекрасно иллюстрируют прогноз развития растительности после пала в разных условиях увлажнения. В 1981 г., когда уровень болотных вод в течение всего вегетационного сезона находился в +1—+5 см от поверхности мочажин, фитоценоз функционировал по типу олиготрофного болота. В следующем, значительно более сухом сезоне 1982 г. (средний уровень болотных вод −40 см от поверхности мочажин) фитоценоз функционировал по евтрофному типу.

На развитие кустарникового яруса палы оказывают, по-видимому, стимулирующее влияние. Фитомасса и опад березы овальнолистной в 1985 г., т. е. на 2-й год после пала 1983 г., оказались больше, чем в 1981 г., т. е. на 5-й год после пала (табл. 2).

Возобновление *Betula platyphylla* в отличие от кустарниковой формы подавлено. За 11 лет наблюдений около 50 % подроста погибло (рис. 1, 2), а средняя высота

модельных экземпляров увеличилась весьма незначительно — с 45 до 60 см. По-видимому, облесению препятствует комплекс факторов, среди которых основными являются периодическое господство неблагоприятного гидрологического режима (переувлажнение) и сильная конкуренция со стороны кустарников и кустарничков.

Выводы

В результате повторяющихся палов на мезотрофных кустарничково-сфагновых болотах происходит дигрессия растительного покрова, которая проявляется в выпадении олигомезотрофных видов и замене их евтрофными.

Условия формирования растительного покрова в первые годы после пала определяются уровнем болотных вод в период вегетации. При высоком уровне увлажнения восстанавливается растительность со структурой исходного (до нарушения) сообщества. При низком уровне увлажнения в первую очередь восстанавливаются евтрофные сосудистые растения кустарничково-травяного и кустарникового ярусов. Восстановление сфагновых мхов при этом сильно заторможено либо вообще не происходит, поскольку последние резко снижают продуктивность, если увлажнение недостаточно. В таких случаях на месте кустарничково-сфагновых сообществ в Приамурье формируются заболоченные, сильно закустаренные травяно-кустарничковые сообщества (ерники), с хозяйственной точки зрения представляющие значительно меньшую ценность. В конечном счете развитие этого процесса приводит к уменьшению видового разнообразия, поскольку практически исчезают ярус сфагновых мхов и олигомезотрофные виды кустарничково-травяного яруса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимов В. М., Савченко И. Ф., Чаков В. В. Болота северо-западной части Среднеамурской низменности и их генезис // Вопр. географии Дальнего Востока. Сб. 12. Хабаровск, 1973. С. 196—207.

Грабовик С. И. Динамика растительного покрова болотных массивов южнокарельского аапа типа под влиянием осушения // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск, 1985. С. 109—123.

Грабовик С. И. Изменение биологической продуктивности мезотрофных болот под влиянием осушения // Методы исследований болотных экосистем таежной зоны. Л., 1991. С. 28—40.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 118 с.

Комарова Т. А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1992. 200 с.

Копотева Т. А. Структура растительного вещества и динамика продукционных процессов болот Приамурья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1993. 16 с.

Костырина Т. В. Динамика экстремумов пожароопасных периодов (на примере Хабаровского края) // Геогр. и природн. ресурсы. 1983. № 3. С. 115—120.

Мазинг В. В. Структурные уровни растительного покрова // Уч. зап. Тартуск. ун-та. 1988. Вып. 812. С. 122—141.

Прозоров Ю. С. Болота нижнеамурских низменностей. Новосибирск, 1974. 211 с.

Прозоров Ю. С. Закономерности развития, классификация и использование болотных фитоценозов. М., 1985. 195 с.

Институт водных и экологических
проблем ДВО РАН
Хабаровск

Получено 29 IX 1994

SUMMARY

The results of long-term observation of dynamics of mire vegetation as affected by fires and other anthropogenic factors are presented. Based on mapping of mire communities and dynamics of plant biomass the reorganization of phytocoenosis structure due to nutritional changes is considered.

УДК 581.55:581.331.2

Ю. П. Кожевников

О СВЯЗИ СОВРЕМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ПОВЕРХНОСТНЫХ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ НА ЧУКОТКЕ (БАССЕЙН РЕКИ ЧАНТАЛЬВЕЕРГЫН)

Yu. P. KOZHEVNIKOV. ON THE CONNECTION OF THE EXTANT VEGETATION AND SURFACE SPORE-POLLEN SPECTRA ON CHUKOTKA (BASIN OF CHANTALVEERGYN RIVER)

Представлены результаты сопряженных исследований растительного покрова и поверхностных проб[1] на территории с растительным покровом, переходным от южнотундрового типа к типично тундровому в бассейне р. Чантальвеергын (Чукотка).

В течение последних 25 лет изучению связи растительности и поверхностных спорово-пыльцевых комплексов уделялось немало внимания, что естественно, так как именно эта связь служит основой для реконструкции растительности прошлых эпох по спорово-пыльцевым комплексам, полученным из различных отложений. Однако было установлено, что такая связь не является однозначной. Содержание спор и пыльцы в отложениях в немалой степени определяется характером формирования самих отложений, а также биологическими особенностями разных видов растений и устойчивостью спор и пыльцы к различным деструктивным агентам. Выяснилось также, что спорово-пыльцевой дождь по-разному отражает продуцирующую его современную растительность. По этому поводу делались весьма противоречивые выводы. Одним исследователям представлялось, что современные спорово-пыльцевые спектры достаточно четко отражают растительность не только во флористическом отношении, но и по количественным соотношениям таксонов. Другие исследователи, согласно накопленным данным, пришли к выводу о ничтожной информативности спорово-пыльцевых анализов. Действительно, определение многих таксонов лишь до уровня семейства сводит на нет экологические интерпретации.

На наш взгляд, как эйфория по поводу данного метода, так и его отрицание отражают лишь крайние точки зрения. В сочетании с другими методами палинологический метод, несомненно, полезен, однако необходимо учитывать его разрешающие возможности. В определении последних существенная роль принадлежит региональным исследованиям поверхностных спорово-пыльцевых комплексов и их связь с растительностью.

На Чукотке связь поверхностных спорово-пыльцевых комплексов с растительностью исследована очень слабо. Наиболее обстоятельный анализ выполнен М. В. Муратовой (1973) по 38 пробам преимущественно из южных районов Чукот-

---

[1] Споры и пыльца из поверхностных проб определены В. В. Украинцевой. Ею же составлена таблица для этой статьи. Однако в понимании связи растительности и поверхностных спорово-пыльцевых отложений мы не достигли согласия. Автору остается лишь выразить ей благодарность.

ки, а также из Анадырского края. Н. Б. Верховская (1986) указала, что сотрудниками лаборатории Анадырской геологоразведочной экспедиции А. Г. Захаровой, Т. Л. Махлай, Л. И. Соболевой и ею проанализировано несколько сотен почвенных проб из разных районов Чукотки. Все авторы отметили хорошее соответствие растительности и спорово-пыльцевых комплексов. По словам Верховской (1986), в поверхностных спектрах Чукотки отсутствует свежая пыльца растений, чуждых тундровой зоне, а более древняя пыльца из подстилающих отложений не нарушает отражение спектрами зональной растительности.

В поверхностных отложениях континентальных районов Чукотки повышена роль пыльцы кустарников за счет ее заноса ветром (Тер-Григорян, 1979). Роль ветрового переноса пыльцы велика и в других районах Чукотки. Указано, в частности, что пыльца *Alnus fruticosa*[2] переносится на сотни километров, так же как и пыльца *Pinus pumila*, составляющая до 20 % древесных в спорово-пыльцевых спектрах (СПС), а большая часть пыльцы ели, составляющая 5—10 % древесных в СПС, заносится на Чукотку с Аляски (Давидович, 1978). Однако еще ранее P. Colinvaux (1967) установил, что пыльца *Picea* и *Alnus* в значительном обилии попадала во время гипситермала с Чукотки на о-в Св. Лаврентия, преодолевая расстояние не менее 140 км.

Литература по субрецентным спектрам весьма обширна, но в этом сообщении нам достаточно ограничиться основными данными по Чукотке. Целью нашего исследования было не только пополнение банка имеющихся данных о связях современной растительности и поверхностных СПС в не изученном на этот предмет районе, но и выяснение того, как отражается в СПС динамика растительного покрова, установленная по физико- и фитогеографическим показателям.

Характеристика района работ

Р. Чантальвеергын является крупным левым притоком р. Амгуэмы. Ее верховья находятся в глубине наиболее высокого на Чукотке Амгуэмо-Куветского массива, на котором начинаются все наиболее крупные реки Чукотки (рис. 1). В верховьях растительный покров низших гипсометрических уровней представляет собой типичную тундру с островками низких разреженных ивняков на надпойменных террасах и прирусловыми ивняками из *Salix alaxensis* высотой до 2 м, которые выклиниваются на высоте 650 м над ур. м. На галечниковых луговинах отмечаются *Dryas grandis, Oxytropis middendorffii, Artemisia kruhsiana, Arenaria capillaris* и др.

Долинные прилавки заняты болотами или сырыми евтрофными тундрами с обилием *Kobresia simpliciuscula, Saxifraga hirculus, Claytonia acutifolia, Eutrema edwardsii, Corydalis arctica* и др.

Практически отсутствуют нивальные луговины, а отдельные виды, слагающие эти луговины в более восточных районах, встречаются редко (*Carex tripartita, Salix polaris, Erigeron humilis* и др.). Весьма редки и малы по площади сообщества Cassiopeta у подножий склонов.

На склонах гор растительность фрагментарная, сгущающаяся в отдельные пятна и полосы под скалами. При благоприятной экспозиции она включает в себя *Silene repens, Festuca lenensis, Potentilla anachoretica, Carex pediformis* и другие континентальные виды. Последние обнаруживаются в различных топоэкологических комплексах в отличие от видов океанического склада, которые по большей части не достигают верховий р. Чантальвеергын, но вдоль этой реки образуют градиент встречаемости, что было отмечено еще в 1972 г. (Кожевников, 1973).

Ольха *Alnus fruticosa* распространена вдоль р. Чантальвеергын и достигает высоты 450 м над ур. м. Ее краевые местообитания находятся на склонах гор, но

[2] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

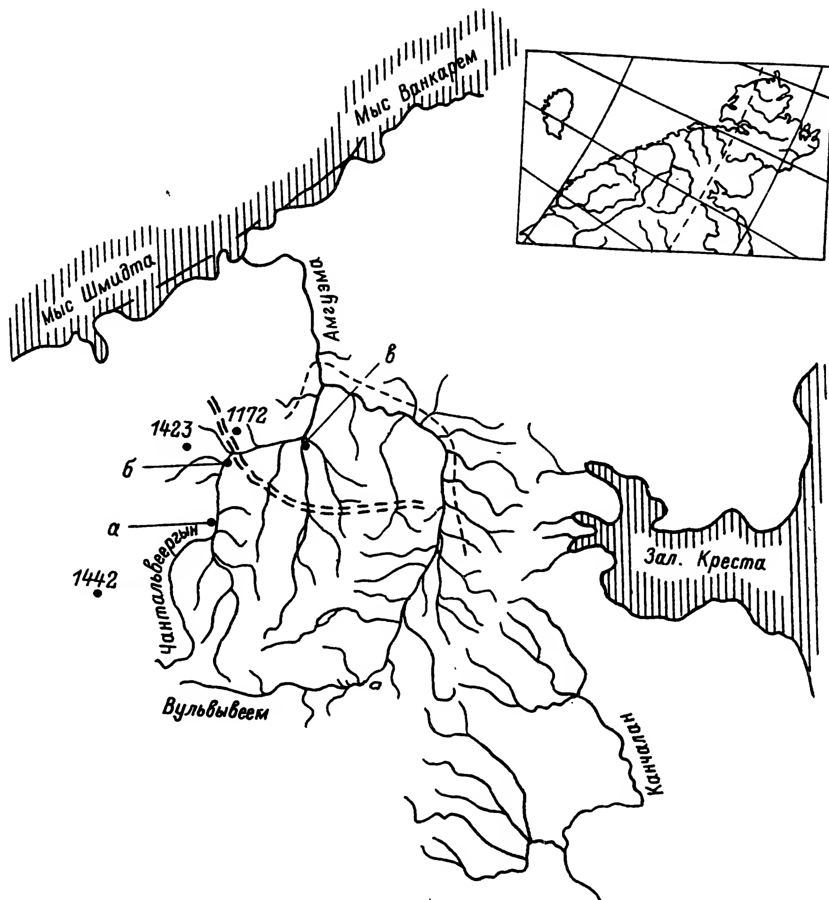


Рис. 1. Бассейн р. Амгуэмы.

а—в — места взятия поверхностных проб (*а* — *1—7*; *б* — *8—12*; *в* — *13—15*). Двойная штриховая линия — условная граница между южными (на западе) и типичными (на востоке) тундрами. Пунктирная линия оконтуривает территорию с островными южнотундровыми биогеоценозами и их комплексами.

уже немного ниже по реке она образует прерывистый пояс в нижней части склонов и встречается на конусах выноса из боковых распадков. Здесь находится и высотный форпост древесной березы *Betula platyphylla*, чаще имеющей облик куста.

В расширении долины, начинающемся близ горы Осыпной, находится гряда конечных морен, на которых обнаружен краевой (относительно долины р. Чантальвеергын) комплекс степоидов с *Rosa acicularis, Helictotrichon krylovii, Astragalus inopinatus, Oxytropis middendorffii* и др. Ниже по долине этот комплекс встречается постоянно на склонах высоких террас (рис. 2), образованных рыхлым материалом. В комплекс входят *Potentilla nuttalliana* subsp. *multifida, Oxytropis campestris, Lychnis sibirica, Carex supina* subsp. *spaniocarpa* и др.

По долинам боковых речек в пределах долины р. Чантальвеергын встречаются лесовидные ивняки высотой до 5 (6) м, состоящие из *Salix alaxensis* и *S. boganidensis*, с огромными кустами ольхи и единичными деревьями *Chosenia arbutifolia.* На склонах гор весьма нередки деревца *Betula platyphylla* высотой до 1.5 м, с «юбкой». Континентальный комплекс видов помимо компонентов степоидов представлен весьма разнообразно и на разных местообитаниях (*Astragalus schelichovii, Pulsatilla dahurica, Salix tschuktschorum, Erigeron acris, Betula divaricata,*



Рис. 2. Ландшафт в среднем течении р. Чантальвеергын.

Высокие и низкие надпойменные террасы. На переднем плане — степоид на склоне, далее — кустарничковая тундра.

Poa stepposa, Elymus confusus и др.), хотя целый ряд ожидаемых континентальных видов не обнаружен.

Ольха в некоторых местах образует четкий пояс, например вокруг оз. Теркынай.

В целом растительный покров межгорной долины с р. Чантальвеергын относится к подзоне южных (кустарниковых) тундр и расположен в высотном интервале 400—300 м над ур. м.; выше находится пояс типичных тундр, граница которого может быть проведена через межгорную долину, вмещающую р. Чантальвеергын, приблизительно в 60 км от ее устья (места впадения в р. Амгуэму). Эта граница абсолютно условна, т. е. на местности она никак не выражена. Ее условность связана с тем, что уменьшение роли растительности континентального типа при движении к востоку происходит очень постепенно и столь же плавно увеличивается значение растительности океанического типа, в частности луговинно-нивального комплекса. К востоку от намеченной границы распространена континентальная растительность, такая как массивы ольхи, низкокустарниковые заросли ерника и багульника; степоиды встречаются не во всех соответствующих местообитаниях и зачастую не взаимосвязаны, т. е. представляют собой разрозненные островки, обнаруживаемые вплоть до выхода р. Амгуэмы из гор (Кожевников, 1989). Этим объясняется и расплывчатость границы между Континентальным и Океаническим округами Чукотки, в частности, в долине с р. Чантальвеергын, поскольку граница эта прогрессивно сдвигается на запад.

Материал и методика

Пробы для анализа поверхностных спорово-пыльцевых комплексов были отобраны из разных местоположений — от района оз. Теркынай, расположенного в подзоне южных тундр, до устья р. Экитыки, находящегося в подзоне типичных тундр.

Поверхностные пробы отбирались щепотью с площади 1—2 м^2 на центральных участках соответствующего контура. На местах, заливаемых рекой в половодье, поверхность субстрата сезонно обновляется. Судя по характеру отложений аллювия, поверхность заливаемых участков может интенсивно промываться (с выносом мелких частиц, включая споры и пыльцу) или аккумулировать неоаллювий, содержащий транзитные споры и пыльцу. В августе, когда бо́льшая часть растений отцвела, спорово-пыльцевые комплексы на заливаемых местах более всего отражают вмещающую их растительность, так как паводковая деятельность еще не внесла свои коррективы. Во всяком случае поверхностные пробы с аллювиальных участков являются в строгом смысле поверхностными, так как приходятся на активный слой преимущественно минеральной поверхности, который может достигать 1—2 см. При этом не имеются в виду случаи, когда формируется толща наносов в несколько сантиметров при мощных паводках.

Поверхностные пробы в местах со сплошной напочвенной растительностью содержат и надземные части самих растений, а также ветошь или поверхностный слой мхов, когда они доминируют. Эти пробы включают в себя в основном сезонный прирост растительности. Поэтому их целесообразно отбирать в конце вегетационного периода, когда закончился прирост, растения отцвели и их пыльца по большей части осталась на месте и еще не подверглась деструкции и выносу. Далее приведены характеристики местообитаний, на которых было отобрано 15 проб.

Проба *1*. Ниже устья р. Теркынайваам; низкая надпойменная терраса, заливаемая в паводок; выровненный участок с торчащими валунами; субстрат галечниковый с дресвой, очень плотный, хорошо гумусированный; облик растительности куртинный из-за скоплений *Artemisia kruhsiana*; покрытие сосудистых растений 60 %; есть участки политриховых мхов, обильны лишайники; участок граничит с массивом ольхи; очень равномерное распределение видов, набор которых состоит из *Artemisia kruhsiana, Oxytropis middendorffii, Calamagrostis purpurascens, Empetrum nigrum, Potentilla arenosa, Chamaerion latifolium, Bromopsis pumpelliana, Festuca altaica, F. brachyphylla, Helictotrichon dahuricum, Leymus ajanensis, Carex supina* subsp. *spaniocarpa, Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii, Stellaria edwardsii, Elymus macrourus, Salix boganidensis* (мелкие кусты), *S. alaxensis* (мелкие кусты), *S. sphenophylla, Pulsatilla dahurica, Poa glauca, Arabis petraea* subsp. *umbrosa, Dracocephalum palmatum, Selaginella rupestris* (*S. sibirica*) (множество равномерно рассеянных латок).

Проба *2*. Тот же район; верхняя горизонтальная поверхность морены высотой 8 м над рекой; большой вытянутый контур с куртинной тундрой с покрытием 50 %, за исключением лишайников; набор видов состоит из *Arenaria capillaris, Betula nana* subsp. *exilis, Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum* subsp. *microphyllum, Ledum palustre* subsp. *decumbens, Hierochloe alpina, Arctous alpina*.

Проба *3*. Тот же район; смежный с предыдущим участок; бугорковатая типичная (кустарничковая) тундра с покрытием 100 % на огромном скате от гор к реке; моховой покров тонкий, плотный; здесь растут *Betula nana* subsp. *exilis, Ledum palustre* subsp. *decumbens, Vaccinium vitis-idaea, Carex bigelowii* subsp. *lugens, Arctous alpina, Polygonum tripterocarpum, P. bistorta* subsp. *ellipticum, Hierochloe alpina, Empetrum nigrum, Arctagrostis arundinacea, Cassiope tetragona, Salix pulchra, Eriophorum vaginatum* (единично), *Loiseleuria procumbens, Andromeda polifolia, Diapensia lapponica* subsp. *obovata*.

Проба *4*. Тот же район; в глубине полосы массива ольхи вдоль края низкой надпойменной террасы; сплошная сомкнутость кустов; на бугорках мхи; субстрат — сырой ил, листовой опад вынесен водой в половодье; набор видов состоит из *Alnus fruticosa, Rubus arcticus, Calamagrostis langsdorffii, Salix pulchra, S. hastata, S. boganidensis, Anemone richardsonii, Pentaphylloides fruticosa*.

Проба *5*. Тот же район; низкий ивняк с крупными кустами *Salix boganidensis* по краю песчаной террасы; покрытие около 100 %; субстрат песчаный; набор видов состоит из *Salix boganidensis, S. pulchra, S. lanata* subsp. *richardsonii, S. saxatilis,*

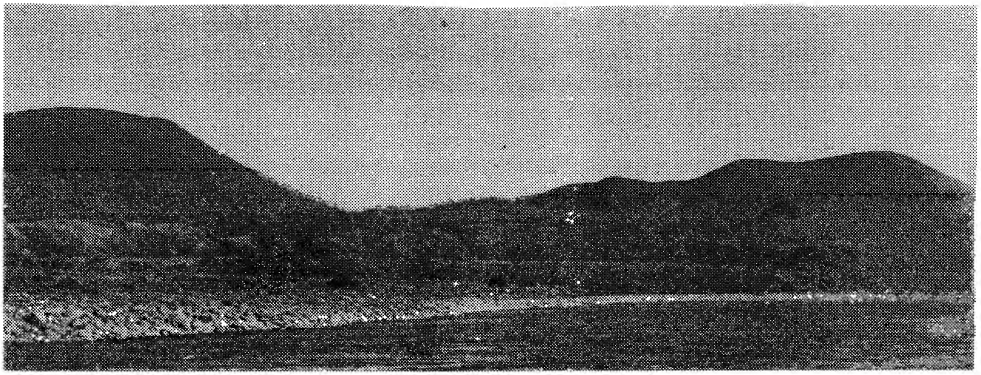


Рис. 3. Район взятия проб (точка *6* на рис. 1).
Низкогорья, надпойменные террасы, галечник.

Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum, Empetrum nigrum, Poa arctica, Leymus ajanensis, Arctous alpina, Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum, Luzula confusa, Pyrola rotundifolia* subsp. *incarnata, Astragalus alpinus, Ledum palustre* subsp. *decumbens.*

Проба *6*. Тот же район; зарастающая старица с озерками, в которых растет арктофила; субстрат илистый, местами обнаженный; здесь растут *Arctophila fulva, Eriophorum scheuchzeri, Salix pulchra, S. boganidensis, Carex aquatilis* subsp. *stans, Equisetum arvense, Arctagrostis arundinacea, Cardamine pratensis.*

Проба *7*. Тот же район; бугристое болото с покрытием 100 % на скате над долиной р. Чантальвеергын с фоном водяной осоки; на бугорках кустарнички, есть сфагны; местами застойная вода; здесь отмечены *Carex aquatilis* subsp. *stans, C. bigelowii* subsp. *lugens, Betula nana* subsp. *exilis, Eriophorum vaginatum, Salix pulchra, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, V. vitis-idaea, Ledum palustre* subsp. *decumbens.*

Проба *8*. В 70 км от устья р. Чантальвеергын; долинка бокового ручья с валунным днищем; низкий разреженный ивняк; на бугорках скопления мелкозема; растения встречаются рассеянно; в данном месте исключен занос пыльцы и спор с р. Чантальвеергын; набор видов на днище состоит из *Salix alaxensis, S. hastata, S. krylovii, S. saxatilis, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Arctous alpina, Luzula rufescens, L. multiflora, Trisetum spicatum, Betula nana* subsp. *exilis, Empetrum nigrum, Rhododendron parviflorum, Equisetum variegatum, Poa glauca, P. arctica, Carex podocarpa, Pedicularis capitata, Hierochloë alpina, Dryas octopetala, Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum, Ledum palustre* subsp. *decumbens, Antennaria villifera, Pyrola rotundifolia* subsp. *incarnata, Pentaphylloides fruticosa, Leymus ajanensis, Artemisia tilesii, Festuca brachyphylla, Chamaerion latifolium.*

Проба *9*. Там же; низкая терраса рядом с предыдущим участком; сухая кустарничковая тундра с лишайниками; из дернины торчат валуны; отмечены *Dryas octopetala* subsp. *punctata, Betula nana* subsp. *exilis, Salix pulchra, S. sphenophylla, Festuca brachyphylla, Hierochloë alpina, Leymus ajanensis, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Diapensia lapponica* subsp. *obovata, Carex melanocarpa, C. nesophila, C. podocarpa, Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum, Polygonum tripterocarpum, Festuca altaica, Ledum palustre* subsp. *decumbens.*

Проба *10*. Тот же район; кочкарник на надпойменной, слегка наклоненной к реке террасе высотой 3 м под более высокой террасой (рис. 3); покрытие 100 %; между кочками имеются сфагновые мхи; набор видов состоит из *Eriophorum vaginatum, Betula nana* subsp. *exilis, Salix pulchra, S. fuscescens, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Rubus chamaemorus, Ledum palustre* subsp. *decumbens.*

Проба *11*. Тот же район; та же терраса, но ближе к приречному краю; сухая

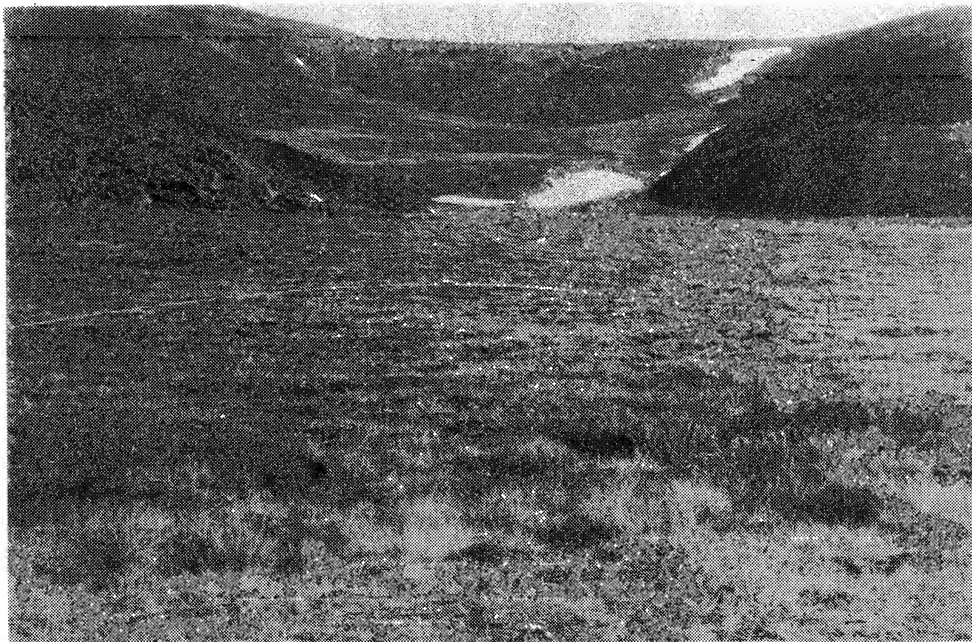


Рис. 4. Низовья р. Чантальвеергын (точка *в* на рис. 1).
Нивальная ниша в предгорьях. Кустарничково-осоково-моховая тундра на надпойменной террасе.

фрагментарная кустарничковая тундра с лишайниками и пятнами мелких мхов; голые участки образованы ветровой эрозией; на них имеется корочка лишайников; кое-где обнаженная галька и валуны; набор видов состоит из *Diapensia lapponica* subsp. *obovata, Arctous alpina, Betula nana* subsp. *exilis, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Rhododendron parviflorum, Hierochloë alpina, Empetrum nigrum, Polygonum tripterocarpum.*

Проба *12*. Тот же район; низкая (1.5 м) терраса на повороте реки; кустарничковая тундра с голыми пятнами на песке близ бровки террасы, далее сплошная или с голыми пятнами перегнойного мелкозема; имеется немного мхов; набор видов состоит из *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Arctous alpina, Empetrum nigrum, Pentaphylloides fruticosa, Polygonum tripterocarpum, Hierochloë alpina, Betula nana* subsp. *exilis, Salix lanata* subsp. *richardsonii.*

Проба *13*. Устье р. Экитыки; низкий парковый ольшаник в нижней части склона (уклон 25 °) холма к реке; толстая моховая дернина; кусты высотой до 0.8 м; верхушки кустов сухие; микрорельеф бугорковато-уступчатый; с севера участок укрыт слабым возвышением того же склона; здесь растут *Alnus fruticosa, Salix lanata* subsp. *richardsonii, S. pulchra, Betula nana* subsp. *exilis, Carex bigelowii* subsp. *lugens, C. vaginata, Cassiope tetragona, Luzula nivalis, Polygonum tripterocarpum, P. bistorta* subsp. *ellipticum, Parrya nudicaulis, Saussurea tilesii, Dryas octopetala, Pedicularis lapponica, P. oederi, Saxifraga nelsoniana, Cardamine digitata, Valeriana capitata, Petasites (Nardosmia) frigidus, Poa arctica, Arctous alpina, Empetrum nigrum, Eriophorum vaginatum, Arctagrostis arundinacea.*

Проба *14*. Тот же район; плоская вершина коренного холма с полигонально-бугристой поверхностью; голые пятна — результат ветровой эрозии; на них корочка лишайников; кустарничковая тундра с покрытием 100 %; набор видов состоит из *Betula nana* subsp. *exilis, Arctous alpina, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Ledum palustre* subsp. *decumbens, Salix sphenophylla, S. pulchra, S. glauca,*

Diapensia lapponica subsp. *obovata, Hierochloë alpina, Poa arctica, P. malacantha, Pedicularis lanata, Oxytropis nigrescens* subsp. *bryophila, Senecio tundricola, Festuca brachyphylla, F. altaica, Rhododendron parviflorum, Tofieldia coccinea, Arctagrostis arundinacea, Luzula confusa.*

Проба *15*. Тот же район; бугорковато-кочковатая тундра на высокой террасе — продолжении очень протяженного ската с коренного холма с кочкарником (рис. 4); покрытие 100 %; кочки расставлены на 0.3—1 м; имеются морозобойные трещины; много мхов и лишайников (на бугорках); набор видов состоит из *Betula nana* subsp. *exilis, Ledum palustre* subsp. *decumbens, Salix pulchra, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, V. vitis-idaea, Cassiope tetragona, Luzula nivalis.*

Результаты палинологического анализа и их обсуждение

Результаты палинологического анализа проб приведены в таблице. Первое, что следует из этих данных, — это принадлежность всех спорово-пыльцевых комплексов к тундровым рядам, что отвечает природным условиям района взятия проб. Вместе с тем бросается в глаза наличие во многих пробах пыльцы *Pinus pumila*, в отдельных случаях достигающей 5 %. Поскольку бассейн р. Чантальвеергын не только значительно удален от границы ареала кедрового стланика, но и находится за горным массивом, можно было бы сделать вывод, что пыльца *Pinus pumila* скорее всего является вымытой из более древних отложений (среднеголоценовых) и перенесенной водными потоками. На сухих местах после паводка пыльца снова становится летучей и может распространяться ветром.

Однако, судя по имеющимся данным, граница распространения кедрового стланика никогда не занимала более северного положения, чем теперь. Следовательно, пыльца *Pinus pumila* на р. Чантальвеергын, как современная, так и ископаемая, является заносной.

Значительное содержание пыльцы древесной березы в пробах *8* и *9*, очевидно, можно рассматривать как результат воздушного переноса пыльцы *Betula platyphylla* из более западных районов бассейна р. Чантальвеергын. Пыльца чозении в наших пробах не идентифицирована, хотя источник ее поступления имеется.

Некоторые пробы, взятые в местах с совершенно разной растительностью, очень сходны. Их различие нередко заключается в присутствии одиночных пыльцевых зерен того или другого вида в одной из проб или в количественных соотношениях пыльцы видов, не представленных в растительности места взятия пробы. Такие различия не могут рассматриваться как значимые, и, анализируя всю выборку, мы приходим к выводу, что спорово-пыльцевые спектры некоторых поверхностных проб неадекватно отражают локальную растительность, под которой пробы взяты; в то же время их состав позволяет с уверенностью судить о зональном типе растительного покрова.

Пыльца ольхи обильна в ольшаниках, но в значительном количестве встречается и там, где ольха не растет, в том числе на таких местоположениях, которые подвержены воздействию сильных ветров. Кроме того, она разносится водой, что выявлено на пробах из пойменных местоположений, заливаемых в паводок. Аналогичная картина наблюдается с пыльцой карликовой березки.

Таким образом, существует различное соответствие спорово-пыльцевых спектров и состава локальной растительности, но иногда такого соответствия нет, что обусловлено влиянием локальных факторов. Например, спектр пробы *6* включает в себя пыльцу и споры 17 таксонов, которых нет в составе растительности, и только 5 таксонов на уровне вида, рода и семейства соответствуют имеющимся в растительности (ср. описание *6* и таблицу). В данном случае проявляется сильное воздействие половодья на состав спектра поверхностной пробы пыльцы и спор. Но и в пробе *10* насчитывается 8 таксонов, отсутствующих в растительности, тогда как ее отражают 5 таксонов из 7, входящих в описание. Влияние половодья и заноса особенно велико в пробе *4*. В составе спектра этой пробы адекватно отражено

Результаты палинологического анализа поверхностных проб

Растения	Над чертой — номера исследованных проб, под чертой — количество проанализированных препаратов														
	3/1	*9*/2	*12*/2	*11*/2	*2*/2	*15*/2	*4*/1	*13*/1	*5*/1	*8*/2	*7*/2	*10*/2	*14*/2	*1*/1	*6*/1
	Пыльцевые зерна, споры, абс./%														
Larix gmelinii	1/0.7							1/0.7			1/0.7				
Picea abies															1/0.4
Pinus sibirica		1/1.0													
P. pumila	2/1.4		3/3.0	1/0.7	1/1.0		4/2.1	1/0.9	4/2.0	4/2.6	1/0.7	1/1.0		3/0.8	3/1.1
Betula nana subsp. *exilis*	43/31.2	10/10.0	19/10.0	44/30.6	69/69.0	26/26.0	2/1.2	18/17.1	20/10.0	20/12.3	18/17.4	15/15.0	30/30.0	1/0.3	40/15.0
Betula sp. (sect. *Betula*)	2/1.4	13/13.0								13/8.0				1/0.3	4/1.5
Alnus fruticosa	20/14.5	5/5.0	10/10.0		5/5.0	6/6.0	125/70.9	33/31.0	25/12.6	31/19.0	6/4.5	8/8.0	14/14.0	13/3.2	50/18.7
Salix pulchra									1/0.5						
Salix sp. 1, sp. 2	1/0.7	11/11.0	8/8.0		3/3.0	1/1.0		3/2.8	10/5.1	19/11.9	2/1.4	4/4.8		2/0.6	4/1.5
Poaceae	6/4.2	1/1.0	6/6.0	4/2.8	7/7.0	3/3.0	4/2.1	5/4.7	3/1.5	5/2.9	2/1.4	2/2.0	3/3.0	5/1.3	6/2.2
Carex sp. sp.								2/1.9		1/0.6					
Cyperaceae	2/1.4	3/3.0				11/11.0	10/5.4	4/3.8	8/4.0	3/1.8	3/2.1	2/2.0	3/3.0	3/0.8	10/4.0
Luzula sp.						5/5.0			4/2.0				1/1.0		
Tofieldia sp.											1/0.7				
Polygonum bistorta s.l.											1/0.7				

P. tripterocarpum				$\frac{2}{1.4}$											
Chenopodium album				$\frac{1}{0.7}$				$\frac{1}{0.9}$	$\frac{1}{0.5}$						
Stellaria sp.															$\frac{1}{0.4}$
Caryophyllaceae										$\frac{2}{1.3}$					
Ranunculus sp.							$\frac{1}{0.5}$			$\frac{3}{1.8}$					
Cardamine digitalis								$\frac{1}{0.9}$							$\frac{1}{0.4}$
Parrya nudicaulus								$\frac{1}{0.9}$							
Saxifraga sp.															$\frac{1}{0.4}$
Dryas sp.		$\frac{1}{1.0}$										$\frac{2}{2.0}$			
Rubus sp.							$\frac{1}{0.6}$								
Pentaphylloides fruticosa			$\frac{3}{3.0}$								$\frac{28}{21.0}$				
Astragalus sp.		$\frac{1}{1.0}$							$\frac{2}{1.0}$	$\frac{1}{0.6}$					
Hedysarum hedysaroides		$\frac{1}{1.0}$													
Oxytropis sp. sp.											$\frac{12}{9.0}$		$\frac{1}{1.0}$		
Empetrum nigrum			$\frac{11}{11.0}$	$\frac{11}{7.6}$				$\frac{3}{2.8}$	$\frac{35}{17.8}$	$\frac{5}{2.9}$				$\frac{1}{0.3}$	$\frac{5}{1.9}$
Chamerion sp.									$\frac{1}{0.5}$	$\frac{2}{1.3}$				$\frac{1}{0.3}$	$\frac{3}{1.1}$
Epilobium sp.													$\frac{1}{1.0}$		
Ledum palustre		$\frac{10}{10.0}$				$\frac{6}{6.0}$					$\frac{9}{6.7}$		$\frac{3}{3.0}$		

Растения	Над чертой — номера исследованных проб, под чертой — количество проанализированных препаратов														
	3/1	*9*/2	*12*/2	*11*/2	*2*/2	*15*/2	*4*/1	*13*/1	*5*/1	*8*/2	*7*/2	*10*/2	*14*/2	*1*/1	*6*/1
	Пыльцевые зерна, споры, абс./%														
Cassiope tetragona	7/5.0					4/4.0		4/3.8		3/1.8		36/36.0	6/6.0		
Arctous sp.	28/20.5		8/8.0	35/24.2	12/12.0			1/0.9				1/1.0	1/1.0		6/2.2
Vaccinium sp. sp.	6/4.2		27/27.0			4/4.0	2/1.2		31/15.7		13/9.8	1/1.0	3/3.0		
Rhododendron sp.				2/1.4						4/2.6					
Ericaceae	3/2.1	4/4.0				24/24.0	5/2.7	6/5.7	3/1.5	19/11.7		3/3.0	15/15.0		21/7.8
Apiaceae										1/0.6	4/3.0				
Artemisia vulgaris											15/11.2				
Artemisia sp.	15/10.7	3/3.0		2/1.4			4/2.1		4/2.0	10/6.0	2/1.4			5/1.3	12/4.5
Petasites sp.								1/0.9							
Senecio tundricola											1/0.7				
Saussurea sp.								5/4.7							
Sphagnum sp.		2/2.0		2/1.7		3/3.0	3/1.8	1/0.9	7/3.6	7/4.3		1/1.0	2/2.0		7/2.6
Dicranum sp.															4/1.5
Bryales	4/2.9	16/16.0	5/5.0	5/3.4		5/5.0	11/5.9	3/2.8	12/6.1	4/2.6	3/2.1	9/9.0	10/10.0	4/1.1	45/17.0
Lycopodium alpinum															1/0.4

L. anotinum									1/0.5						
L. innundatum															1/0.4
Lycopodium sp.						2/2.0			2/1.0						
Hupersia selago									2/1.0						1/0.4
Polypodiaceae							5/2.7		6/3.0	1/0.6					16/6.0
Selaginella rupestris	3/2.2	16/16.0		34/23.4	3/3.0		9/4.8	11/10.5	12/6.1	4/2.6	10/7.5	14/14.0	7/7.0	336/89.0	26/9.7
Equisetum sp.		2/2.0		1/0.7						1/0.6	1/0.7	1/1.0		1/0.3	2/0.8
Всего зерен	140	100	100	145	100	100	187	106	197	162	133	100	100	376	267
В том числе, абс./% :															
деревьев	3/2.1	14/14.0	—	—	—	—	—	—	—	13/8.0	1/0.7	—	—	1/0.3	5/1.8
кустарников + кустарничков	66/47.0	26/26.0	40/40.0	45/31.0	78/78.0	33/33.0	131/70.0	56/52.9	60/30.4	87/45.7	27/20.3	28/28.0	44/44.0	19/5.0	97/36.2
трав + мелких кустарников	64/46.0	24/24.0	55/55.0	58/40.0	19/19.0	57/57.0	28/15.0	35/33.0	105/46.8	58/35.8	91/68.4	47/47.0	37/37.0	15/4.0	66/24.6
споровых	7/5.0	36/36.0	5/5.0	42/29.0	3/3.0	10/10.0	38/15.0	15/14.1	45/22.8	17/10.5	14/10.6	25/25.0	19/19.0	341/90.7	103/38.8
Общее число учтенных зерен	142	100	100	145	195	100	296	202	207	187	141	100	100	376	289
В том числе, абс./% :															
захороненных in situ	142/98.6	100/100.0	100/100.0	145/100.0	100/51.2	100/100.0	187/63.0	106/58.0	197/95.2	162/86.6	133/94.3	100/100.0	100/100.0	376/100.0	267/92.4
переотложенных форм	2/1.4	—	—	—	95/49.8	—	109/37.0	93/42.0	10/4.8	25/13.4	8/7.1				22/7.6

обилие пыльцы ольхи (более 70 %), однако нет пыльцы ив и других присутствующих таксонов. Вместе с тем спектр этой пробы содержит 8 таксонов, отсутствующих в описании (ср. описания *4, 6, 10* и данные таблицы).

Парковый ольшаник в низовьях р. Экитыки представляет собой деградирующий элемент южнотундровой растительности в подзоне типичных тундр. В составе спектра пробы *13*, взятой в этом ольшанике, содержится 31 % пыльцы ольхи и 17 % пыльцы карликовой березки, что хорошо отражает растительность. Но в данном случае эта растительность не является зональной. Вместе с тем она была зональной в недалеком прошлом, о чем свидетельствует геосистемный анализ бассейна р. Амгуэмы (Кожевников, 1993). Наличие небольшого количества пыльцы ольхи в пробах *14* и *15* (14 и 6 % соответственно), представляющих собой типично тундровые геосистемы, хорошо согласуется с высказанным представлением (Кожевников, 1993) об отступании границы подзоны южных тундр в этом регионе на запад, поскольку ольха является доминирующим видом этой подзоны на северо-востоке Азии. Из этого следует важный для актуалистских построений на основе спорово-пыльцевого анализа вывод: присутствие в составе спектров пыльцы ольхи *Alnus fruticosa* в небольших количествах отражает зональную ситуацию, не синхронную времени формирования комплексов, а предшествующую ей. Если бы мы стали трактовать спектры проб *14* и *15* как ископаемые (как это имеет место при изучении разрезов), то следовало бы сделать заключение о том, что низовья р. Экитыки расположены в подзоне южных тундр. Однако это противоречит ботанико-географической ситуации в данном районе (рис. 1).

Обращает на себя внимание проба *1*, в составе спектра которой споры *Selaginella rupestris* составляют 89 %. Во многих палинологических работах и при меньшем содержании спор этого плаунка в составе спектров интерпретация последних сводится к определению растительности, которая соответствует «тундростепи», являющейся, по мнению некоторых авторов, фоновой растительностью Берингии. Такая интерпретация не соответствует принципу актуализма, поскольку *S. rupestris* обитает в различных условиях, оптимальными из которых являются аналоги пробы *1*. При этом названный плаунок обладает очень высокой продуктивностью спор, их хорошей сохраняемостью и летучестью. Его споры обнаружены в значительном количестве (до 23 %) в составе спектров типичных тундр и болот, т. е. там, где этот плаунок не обитает (ср. описания *11, 13* и др. и таблицу).

В заключение подчеркнем, что связь между растительным покровом и спорово-пыльцевыми спектрами имеет далеко не однозначный характер. В значительной степени она зависит от локальных условий, в частности от воздействия на земную поверхность внешних факторов (сильных ветров, половодья, интенсивного тока талых вод от снежников и т. д.). Поэтому невозможно говорить об одинаковой мере соответствия современной растительности ее спорово-пыльцевым спектрам. В одних случаях такое соответствие может быть значительным, в других — ничтожным. Очевидно, требуется сделать унификацию меры соответствия по ландшафтным критериям на большом материале поверхностных проб.

В данном регионе спорово-пыльцевые спектры поверхностных проб отражают не столько современную зональную ситуацию, сколько ситуацию, предшествующую современной, когда южнотундровая растительность была более развита. В мозаике современного растительного покрова Чукотки имеются определенные сочетания растительных сообществ и группировок, обусловленные физико-географическими условиями. Особое значение для реконструкций прошлого имеет сочетание в растительном покрове степоидов (называемых также криофитностепными или тундростепными сообществами) и южнотундровых элементов (ольшаников, ортотропных ерников и т. д.). Их северо-восточные пределы распространения различаются очень незначительно, а современная тенденция к деградации вследствие ухудшения климата касается тех и других. Таким образом, современные отношения растительности свидетельствуют о том, что такое сочетание сте-

поидов (с *Sela-ginella rupestris*), ерников (с *Betula* sect. *Nanae*), ольшаников (с *Alnus fruticosa*) — это один зональный тип растительного покрова, а не три, как это трактуется Верховской (1986) по ископаемым спектрам.

Неверное понимание современных ландшафтных связей и растительного покрова порой приводит к неадекватным взглядам на характер смен растительности в прошлом и соответственно к ошибочным оценкам природной среды. В частности, Верховская (1986) возрождает устаревшее представление о приоритетной роли осадков в развитии оледенений. Между тем еще Е. В. Вульф (1936) путем сопоставления расположенных на одной широте территорий Якутии и Южной Гренландии четко показал, что в формировании и сохранении материковых льдов основным фактором являются летние температуры, а не годовые их амплитуды и не количество осадков. Летние температуры определяют и характер растительного покрова. К этому добавляется исторический фактор (флора региона на данный временнóй интервал). В этом отношении особенно наглядны степоиды. Совсем недавно они рассматривались в качестве реликтовой растительности плейстоценового времени. В последнее время, однако, установлено, что виды, составляющие степоиды, имеют разную историю появления (Кожевников, 1993). Немногие из них действительно существовали на Чукотке и в Берингии в плейстоцене, о чем свидетельствуют их современные ареалы, охватывающие континентальные районы Северо-Восточной Азии и Северо-Западной Америки. Другие виды степоидов мигрировали на Чукотку в оптимальный период голоцена и в настоящее время являются реликтами. Таких видов также очень мало. Основная масса чукотских «степняков» появилась на Чукотке в последние 200 лет и теперь активно расселяется там. Их миграция связана не с изменением природных условий, а с фактором времени, необходимым для преодоления осваиваемых пространств. Многие современные иммигранты-«степняки» отнюдь не ограничены в бассейне р. Амгуэмы степоидами. Они расселяются по различным комплексам среды, в том числе и отчетливо океаническим.

Бассейн р. Амгуэмы, в настоящее время основательно изученный, является идеальным полигоном для проведения сопряженных исследований растительности и пыльцевого дождя, к чему мы только прикоснулись. Хотелось бы обратить внимание исследователей на эту территорию, при изучении которой с достаточной легкостью могут быть выработаны новые актуалистские модели, так необходимые для исторического анализа природной среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Верховская Н. Б. Плейстоцен Чукотки. Владивосток, 1986. 112 с.

Вульф Е. В. Историческая география растений. М.—Л., 1936. 322 с.

Давидович Т. Д. Современные спорово-пыльцевые спектры восточного и южного побережья Чукотского полуострова // Палинологические исследования на Северо-Востоке СССР. Матер. 1-го Межведомств. семинара. Владивосток, 1978. С. 74—80.

Кожевников Ю. П. Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1972 гг. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 546—554.

Кожевников Ю. П. Геосистемные аспекты растительного покрова Чукотки. Владивосток, 1989. 304 с.

Кожевников Ю. П. Геосистемы северных регионов. Ч. I. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1993. № 1248-В93. 199 с.

Муратова М. В. История развития растительности и климата юго-восточной Чукотки в неоген—плейстоцене. М., 1973. 135 с.

Тер-Григорян Е. В. Спорово-пыльцевые спектры современных и кайнозойских (энмакайская свита) морских осадков на севере Чукотки // Исследования прибрежных равнин и шельфа арктических морей. М., 1979. С. 61—67.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Colinvaux P. A. Quaternary vegetational history of Arctic Alaska // Bering Land Bridge. Stanford, 1967. P. 69—80.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 IV 1994

SUMMARY

The connection of modern vegetation and surface spore-pollen spectra (SPS) was studed on the territory where the southern tundras (in west) are in process of replacing by the typical tundras (in east) (see the problematical border between them on Fig. 1, where the places of samples are also shown). It is established that this connection has a few different relations. In some cases SPS reflect the vegetation quite well. In another cases there are no simple correlations, which depends on local conditions.

The special meaning in the interpretations of vegetation using SPS has the analysis of modern vegetation cover as a whole, especially its differential parts such as the borders of their geographical distribution. In the territory under consideration such differential vegetation are the steppe-like patches, *Alnus fruticosa* — buches, *Betula nana* subsp. *exilis* — buches, which represent oceanic vegetation. The continental vegetations are now in degenerative state because of climatic change. But most of the plants composing the steppe-like patches are in process of modern migrations to the north-east of Asia. They are not relicts as they were considered earlier.

Analysis show that in many cases SPS don't reflect the difference between southern and typical tundras in the region studied. But they reflect more southern types in the extant typical tundras. This result is additive to phytogeographical conclusion of retreating southern tundras to west wheras its «islands» are conserved in most favourable places in landscapes with the dominance of typical tundras.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.262.3

Л. А. Рундина

НОВЫЙ ВИД *MOUGEOTIA RIMULOSA* (*ZYGNEMATALES, CHLOROPHYTA*)

L. A. RUNDINA. A NEW SPECIES *MOUGEOTIA* (*ZYGNEMATALES, CHLOROPHYTA*)

Форма (без названия) вида *Mougeotia acadiana* Trans., описанная H. Skuja по образцу из Мьянмы (Бирмы), преобразована в новый вид — *Mougeotia rimulosa* Rund. Наряду с латинским диагнозом, отсутствующим при описании формы, приведены русский диагноз нового вида с критическим примечанием и сведенные в таблицу сравнительные данные о важнейших морфологических признаках 12 видов рода *Mougeotia* (включая и новый вид), входящих в секцию *Mesocarpus*, группу *Laetevirens*.

H. Skuja (1949 : 97) описал без латинского диагноза новую водоросль из Мьянмы (Бирмы) как форму (без имени) *Mougeotia acadiana* на основании единственного отличия от *M. acadiana* — испещренности мезоспория тонкими и нежными трещинками, с трудом заметной при небольшом увеличении микроскопа.

Современными систематиками в отличие от взглядов Skuja[1] строение мезоспория признается четким, достоверным признаком для разграничения именно видов, а никак не внутривидовых таксонов (Рундина, 1991). На этом основании, учитывая значение фертильных признаков для разграничения видов и даже родов и принимая во внимание существенные различия в строении мезоспория у водоросли из Мьянмы и *M. acadiana*, мы приходим к выводу о необходимости признания нового вида — *M. rimulosa*, преобразованного из вышеупомянутой формы *M. acadiana.*[2] Теоретически Skuja (1949 :97) предполагал «создание» нового вида другими систематиками на основании скульптурированности мезоспория.

Mougeotia rimulosa Rund. sp. nov. — *M. acadiana* Trans. f. (sine nomen) Skuja, 1949, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. Ser. 4, 14, 5 :97, Taf. 21, Fig. 1—4, nom. invalid., sine descr. lat. — Мужоция трещинковатая.

Cellulae vegetativae 35—54 mkm latae, 100—550 mkm longae, membrana sat crassa (ad 2.7 mkm crassa). Chloroplastus axialis, lamellosus, pyrenoidis numerosis (ca 25—55) irregulariter dispositis. Conjugatio scalariformis, cellulae conjugantes plus minusve inter se geniculatae. Zygosporae in canali conjugationis formatae, breviter cylindricae, positione altera discoideae, a lateribus concavae, supra subtusque subconvexae, 60—73 × 32—52 mkm. Mesosporio crasso, aureo, extus rimulis tenuibus brevissimis notato; endo-sporio tenui hyalino, mesosporio arcte adhaerente, cavitate

---

[1] Во многих работах Skuja имеются аналогичные описания новых внутривидовых таксонов (не видов!) на основании иного строения мезоспория при сходной ширине вегетативных клеток по сравнению с таковыми типовой формы или разновидности, например описание (Skuja, 1964 : 173—174) *Spirogyra inflata* (Vauch.) Kütz. var. *alsiophila*.

[2] Все описания вида *M. acadiana* по его редким находкам в США (штаты Миссисипи, Флорида) и Латвии (оз. Покротас) даны без иллюстративного материала. В связи с этим следует особо отметить, что рисунки в монографиях M. Randhawa (1959 : 145, fig. 57) и J. Kadłubowska (1972 : 75, rys. 214—217; 1984 : 74, Fig. 86) относятся не к виду *M. acadiana*, как ошибочно указывают эти авторы, а к его форме из Мьянмы (т. е. к *M. rimulosa*), превосходно изображенной Skuja (1949: Taf. 21, Fig. 1—4).

Важнейшие признаки видов рода *Mougeotia* (секция *Mesocarpus*, группа *Laetevirens*)

Виды	Ширина вегетативных клеток, мкм	Внедрение зигоспоры в полость гаметангиев	Размеры зигоспоры, мкм	Мезоспорий
M. laetevirens (A. Br.) Wittr.	(22)28—42	Отсутствует или незначительное	(36)38—55(60)×(40)50—55(75)	Гладкий
M. varians (Wittr.) Czurda*	22—27	Частичное или полное	36—60×40—70(78)	»
M. pseudovarians Gauthier-Lièvre	12—17	Значительное, вплоть до наружных стенок гаметангиев	30—35×42—54	»
M. mysorensis Iyengar**	26	Значительное, до 0.5 ширины гаметангиев	46—55×42—43	»
M. angolensis W. et G. S. West***	21—29	Отсутствует	(19)25—35×30—45	»
M. oblongata Trans.	14—22	»	28—48×(40)47—58	Гладкий, иногда мелкоточечный
M. acadiana Trans.*	43—53	»	51—70(73)×57—78	Гладкий
M. rimulosa Rund.	35—54	»	32—52×60—73	Тонкопроцарапанный (мелкобороздчатый)
M. opelousensis Taft	25—28(30)	»	(28)30—34(45)×46—65	Точечный, мелкозернистый или ямчатый
M. pseudoopelousensis Gauthier-Lièvre	27—29	»	38—50×40—50	Ямчатый, на вогнутой стороне зигоспоры гладкий
M. hupehensis Jao et Hu****	27—30	»	50—57×54—56	Наружный слой сетчатый, волнисто-бороздчатый внутренний неровно-пятнистый
M. guanahacabibensis Rieth	26—36.5	»	(34)45.5(54.5)×(39)52—70(78)	Извилисто-морщинистый, сетчатый

Примечание. *По Ch.-ch. Jao (1988 : 53), *M. varians* и *M. acadiana* являются синонимами *M. laetevirens*. **По J. Kadłubowska (1984 : 87), *M. mysorensis* является синонимом *M. varians*. ***В отличие от других видов группы *Laetevirens* зигоспоры *M. angolensis* имеют 4 вогнутые стороны. ****По Ch.-ch. Jao (1988 : 40), *M. hupehensis* имеет наибольшее сходство с *M. opelousensis*. При составлении таблицы использованы собственные данные и описания монографов порядка *Zygnematales*.

lentiformi, 50—60 × 35—45 mkm, a facie frontali orbiculari, a latere elliptica ad orbicularem, 40—49 mkm in diam.

Habitatio. Birmania, Ranguna et vicinitates eius. In aquis stagnantibus: Kambe, 18 XI 1935, filamenta sterilia et in statu conjugationis initiali (copiose), zygotae maturae solitariae (raro); Royal Lakes, 6 XII 1935, filamenta fertilia solitaria.

Typus: Skuja, 1949, l. c.: Taf. 21, Fig. 3. Prof. L. P. Khanna, Collegium Universitatis, Ranguna, Birmania, 18 XI 1935 et 6 XII 1935, legit. In algotheca Universitatis (Riga, Latvia) conservatur (ex hypothesi).

Affinitas. Species nostra zygosporis trochleiformibus speciebus *Mougeotiae* 8 comparabilis, sed a *M. acadiana* Trans. et *M. laetevirente* (A. Br.) Wittr., quibus cellularum vegetativarum latitudine (prioris 43—53 mkm, posterioris vero 22—42 mkm) et zygospora in canali conjugationis formata similis est, mesosporio rimuloso (nec levi) differt. A speciebus mesosporio sculpturato: foveolato nempe (*M. pseudo-opelousensi* Gauthier-Lièvre) vel punctato (*M. opelousensi* Taft, *M. oblongata* Trans.) cellulis vegetativis latioribus (35—54, nec ad 29 mkm), distinguitur. A *M. pseudovariante* Gauthier-Lièvre, *M. variante* (Wittr.) Czurda, *M. mysorensi* Iyengar et *M. angolensi* W. et G. S. West praeter cellulas vegetativas latiores (nec 12—17, nec 22—27, nec 26, nec 21—29 mkm latas), zygospora in canali conjugationis formata, nec (praeter eam *M. angolensis*) in cavitatem gametangii pro parte vel omnino intrusa mesosporium que leve praebente differt.

Вегетативные клетки 35—54 мкм шир., 100—550 мкм дл., с относительно толстой оболочкой, до 2.7 мкм толщ. Хлоропласт осевой, пластинчатый, с многочисленными (25—55), беспорядочно расположенными пиреноидами. Конъюгация лестничная. Конъюгирующие клетки преимущественно сильно коленчато-изогнутые относительно друг друга. Формирование зигоспоры в конъюгационном канале без внедрения в полость гаметангиев. Зигоспоры короткоцилиндрические, типа катеноидов, с вогнутыми боковыми сторонами; сверху и снизу с плоскими или слегка выпуклыми поверхностями (крышечками, створками), обращенными в сторону гаметангиев, 60—73 × 32—52 мкм. Мезоспорий толстый, золотисто-желтый, снаружи с тонкими и очень короткими трещинками (насечками). Эндоспорий тонкий, бесцветный, плотно прилегающий к мезоспорию. Собственно полость (содержимое) зигоспоры линзовидная, 50—60 × 35—45 мкм, с фронтальной стороны округлая, сбоку эллиптическая до округлой, 40—49 мкм в диам.

Местообитание. Мьянма: Янгон и его окрестности. В стоячих водах: Камбе, 18 XI 1935, стерильные нити или начальные стадии конъюгации (обильно), зрелые зиготы (редко); Королевские озера, 6 XII 1935, единичные фертильные нити.

Тип: Skuja, 1949, l. c.: Taf. 21, Fig. 3. Собрал проф. L. P. Khanna, Рангунский университет, Бирма, 18 XI 1935 и 6 XII 1935. Пробы хранятся (предположительно) в альготеке Рижского университета, Латвия.

Сравнение. Отличительной чертой видов, принадлежащих к секции *Mesocarpus*, является формирование зигоспоры в широкой полости конъюгационного канала с разной степенью внедрения ее в полости гаметангиев. У большинства видов группы *Laetevirens* (у 9 из 12), входящих в эту секцию, внедрение зигоспоры в полость гаметангиев отсутствует или совсем незначительное. Все виды этой группы имеют очень характерные по форме зигоспоры, не встречающиеся больше ни в одном из других родов зигнемовых водорослей, — так называемые катеноиды, внешне напоминающие катушки, с двумя линиями разрыва по краям крышечек (створок). Для всех видов этой группы отмечена только лестничная конъюгация. Типовым видом группы является *Mougeotia laetevirens* (A. Br.) Wittr.

Mouteotia rimulosa Rund. обладает всеми признаками, характерными для видов группы *Laetevirens* в секции *Mesocarpus* (см. таблицу). По ширине вегетативных клеток и отсутствию внедрения зигоспоры в полость гаметангиев этот вид

ближе всех из группы *Laetevirens* стоит к *M. acadiana* и *M. laetevirens*,[3] но четко отличается от них скульптурированностью мезоспория. Если сравнивать тонкопроцарапанный (мелкобороздчатый) в одном продольном направлении мезоспорий *M. rimulosa* со скульптурированными мезоспориями других видов в группе *Laetevirens*, то прямого сходства не обнаруживается. С большой осторожностью можно сравнить строение мезоспория у *M. rimulosa* с таковым только у 2 видов — *M. hupehensis* Jao et Hu и *M. guanahacabibensis* Rieth, но у этих видов волнисто-бороздчатый (или извилисто-морщинистый) мезоспорий образует сетку и ширина вегетативных клеток значительно меньше (соответственно 27—30 и 26—35.5 мкм). Другие 2 вида — *M. opelousensis* Taft и *M. pseudo-opelousensis* Gauthier-Lièvre — имеют принципиально иное строение мезоспория (точечный, мелкозернистый или ямчатый), к тому же вегетативные клетки у этих видов тоже довольно узкие (соответственно 25—28(30) и 27—29 мкм). Интересно отметить, что ископаемая зигнемовая водоросль *Rundinella insignis* Lubm. (Любомирова, Рундина, 1993), формально относящаяся по очертаниям зигоспоры к группе *Laetevirens*, имеет мезоспорий с хорошо выраженной плотной сетчатостью и с уплотнениями в местах соприкосновения изгибов (морщин). По строению мезоспория, размерам и форме зигоспоры она более всего схожа с *M. guanahacabibensis.*

Таким образом, *M. rimulosa* Rund. — хорошо очерченный вид, с четко выраженными отличиями от других видов в секции *Laetevirens.*

Выражаю благодарность Н. Н. Забинковой за перевод диагноза на латинский язык, М. Э. Кирпичникову за консультации при подготовке статьи, Международному фонду Дж. Сороса за финансовую поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Любомирова К. А., Рундина Л. А. Новый род ископаемых зигнемовых водорослей (*Zygnematales, Chlorophyta*) и его современные аналоги // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 122—126.

Рундина Л. А. Действительное обнародование двух видов рода *Spirogyra* (*Chlorophyta, Zygnematales*) из Швеции и Польши // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 436—439.

Kadłubowska J. Z. Chlorophyta V. *Conjugales* : *Zygnemaceae* // Flora słodkowodna Polski. T. 12A. Kraków, 1972. S. 1—431.

Kadłubowska J. Z. Chlorophyta VIII. *Conjugatophyceae* I. *Zygnemales* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1984. Bd 16. S. 1—532.

Jao Ch.-ch. Zygnemataceae // Flora algarum sinicarum aquae dulcis. 1988. T. 1. P. 1—228. (На кит. яз.).

Randhawa M. S. Zygnemaceae. New Delhi, 1959. 478 p.

Skuja H. Beitrag zur Algenflora Lettlands. I // Acta Horti Bot. Univ. Latv. (1932) 1934. Bd 7. H. 2. S. 25—86.

Skuja H. Zur Süsswasseralgen Flora Burmas // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 1949. Ser. 4. Vol. 14. N 5. S. 1—188.

Skuja H. Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisco in Swedisch—Lappland // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 1964. Ser. 4. Vol. 18. N 3. S. 1—465.

Transeau E. N., Tiffany L. H., Taft C. E., Li L. C. New species of *Zygnemataceae* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1934. Vol. 53. N 3. P. 208—230.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 III 1994

[3] Вид *M. acadiana* необычайно похож на *M. laetevirens*, отличается только большей шириной вегетативных клеток (45—53 и (22)28—42 мкм соответственно); на этом основании Ch.-ch. Jao (1988 : 53) внес его в число синонимов последнего. *M. acadiana* был описан E. Transeau (Transeau et al., 1934 : 224) одновременно с описанием (nom. invalid., sine descr. lat.) *M. laetevirens* f. (sine nomen) Skuja (Skuja, (1932) 1934 : 63). Эта форма, судя по размерам вегетативных клеток и зигот, является бивалентной расой *M. laetevirens* и по сути дела попадает в синонимы *M. acadiana.*

SUMMARY

The form (without any name) of *Mougeotia acadiana* Trans., being described by H. Skuja (1949) from Mjanma (Burma), are referred here to as new species *M. rimulosa* Rund. In parallel with Latin diagnosis which was absent in the original description of this form, Russian diagnosis of the new species with a critical survey is given and comparative data on the essential morphological features (vegetative and generative) of 12 species including the new one of the genus *Mougeotia* (section *Mesocarpus*, group *Laetevirens*) are presented.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 : 582.252

Н. К. Симакова, Г. В. Коновалова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ИЗ *DINOPHYTA* АВАЧИНСКОГО ЗАЛИВА (КАМЧАТКА)

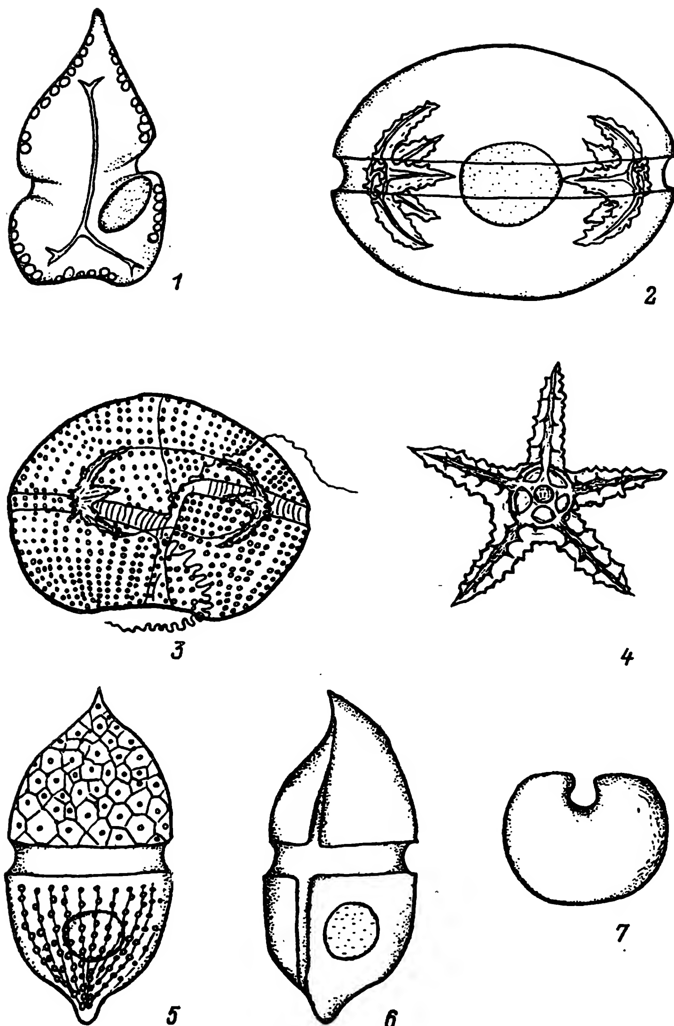
N. K. SIMAKOVA, G. V. KONOVALOVA. NEW AND RARE SPECIES OF *DINOPHYTA* FROM THE AVACHI BAY (KAMCHATKA)

Приведены морфологическое описание и краткая эколого-географическая характеристика 3 видов скелетообразующих динофитовых водорослей из Авачинского залива — *Dicroerisma psilonereiella*, *Amphitholus elegans* и *Actiniscus pentasterias*. Из них *Dicroerisma psilonereiella* и *Amphitholus elegans* впервые найдены в морях России.

При круглогодичной планктонной съемке в Авачинской губе в 1987—1988 гг., а также при отдельных наблюдениях в открытой части Авачинского залива (Коновалова, 1994) встречены редкие и новые для данного региона виды, имеющие в своей морфологической структуре скелетные элементы. Это *Actiniscus pentasterias* Ehr. со спикулами звездчатой формы (*Ehrenberg*, 1840, 1854, pl. 18, fig. *59—62*, по: Schiller, 1937 : 4; *Schiller* 1937 : 2, fig. 1, *a—d*), указанный как новый для дальневосточных морей России (Коновалова, 1994); *Dicroerisma psilonereiella* Taylor et Cattel с Y-образным внутренним скелетом (Taylor, 1969 : 169—172, pl. 1, fig. *1a—1d*); *Amphitholus elegans* Schütt с перфорированным скелетом (Kofoid, 1907 : 165; Schiller, 1937 : 7, fig. 4, *a—b*). Последние 2 вида впервые найдены в пределах морей России. В Авачинской губе материал собирали круглогодично батометром Молчанова со станций, находящихся в различных частях бухты — на выходе, в центре и в кутовой части. Качественные пробы отбирали сетью в губе у мыса Северный и у кекуров Три брата, а также в открытой части Авачинского залива и у мыса Шипунский. Сетные пробы были взяты летом (в июне, июле) и осенью (в октябре). Пробы фиксировали раствором Утермеля с последующей дофиксацией 4 %-м раствором формалина. После концентрации материала отстойным методом фиксированные пробы исследовали под световым микроскопом «Olimpus».

Dicroerisma psilonereiella (см. рисунок, *1*).

Клетка удлиненно-яйцевидной формы, не сжатая дорсивентрально, 37—42 мкм дл., 21—25 мкм шир. Размеры ее несколько больше указанных авторами, впервые описавшими этот вид (см.: Taylor, 1969). Эписома коническая, апекс вытянут и слегка изогнут. Гипосома округлая, с выпуклыми боками, немного шире эписомы. Концы кольцевидного пояска круто нисходят на брюшной стороне клетки. Хотя глубокий поясок заметно перетягивает клетку, четко разделяя ее на эписому и гипосому, края пояска на брюшной стороне слабо очерчены. Также мало заметны границы продольной борозды. На антапексе хорошо видна неглубокая, но широкая выемка, образовавшаяся, по-видимому, от расширения продольной борозды. Многочисленные мелкие и округлые тельца расположены пристенно по периферии клетки. Слева ниже пояска расположен крупный «пузырек» (ядро?). Внутри хо-



1 — Dicroerisma psilonereiella: вид клетки с брюшной стороны; *2—4 — Actiniscus pentasterias*: *2* — вид клетки со спинной стороны, *3* — вид клетки с брюшной стороны (по: Bursa, 1969), *4* — скелетный элемент; *5—7 — Amphitholus elegans*: *5* — вид клетки со спинной стороны, *6* — вид клетки с брюшной стороны, *7* — вид клетки снизу (антапекс).

рошо заметен кремниевый скелет в виде разветвленной на концах перевернутой Y-образной трубки.

Вид редкий, впервые обнаружен у Тихоокеанских берегов Британской Колумбии в проливе Георгия.

В Авачинском заливе встречается в октябре—декабре и с мая по август на глубинах от 0 до 15 м при температуре воды от 1 до 14 °С. Обнаружен как в открытой части залива, так и в Авачинской губе.

Actiniscus pentasterias (см. рисунок, *2—4*).

Клетки эллипсоидной формы, 38 мкм дл., 50 мкм шир. Оболочка тонкая, прозрачная. Глубокий поясок делит клетку на равные по высоте эписому и гипосому. Внутри клетки имеется скелет, состоящий из пары пятилучевых шиповатых кремниевых звезд (см. рисунок, *4*). Середина этих звезд состоит из ажурных перекладин. Диаметр звезд 30—33 мкм, длина луча 10—12 мкм. Между скелетными эле-

ментами расположено крупное овальное ядро, заключенное в капсулу. По описанию A. Brusa (1969), в вегетативной клетке с брюшной стороны концы пояска смещены относительно друг друга на 2.5 ширины пояска, но не заходят один на другой (см. рисунок, *3*). Невидимая в фиксированном материале бороздка хорошо заметна в живой клетке. Узкая и извилистая, она начинается от апекса и простирается до антапекса, постепенно расширяясь и углубляясь, образуя на антапикальном конце между долями гипосомы небольшую выемку. Протопласт живой клетки содержит большое количество сферических включений. В планктонных пробах целые клетки *A. pentasterias* встречаются крайне редко, поскольку их хрупкая оболочка разрушается от контакта с сетью или фиксатором, поэтому чаще попадаются отдельные кремниевые элементы-звездочки. Форма, размеры и другие морфологические признаки клетки, а также количество скелетных элементов в ней подвержены изменениям и находятся в зависимости от физиологического состояния вида (Bursa, 1969; Taylor, 1987).

Этот вид обычен в планктоне холодных морей, встречается в Средиземном море (Rampi, 1951). A. Sournia (1986) считает его широко распространенным, но редким видом. В отечественной литературе указывается как ископаемый (Криштофович, 1941; Возженникова, 1965).

В центре Авачинской губы (максимальная глубина 26 м) найден единично (в конце ноября) на глубине 4 м при температуре воды 2.2 °С. В открытой части Авачинского залива встречен в октябре 1988 г. при температуре воды 5.2 °С.

Amphitholus elegans (см. рисунок, *5—7*).

Клетка в виде двух сложенных основаниями конусов, 42—45 мкм дл., 17 мкм шир., в поперечном разрезе округлая, слегка уплощенная с брюшной стороны (см. рисунок, *7*). Эписома с выпуклыми боками и вытянутым острым апексом. Гипосома куполообразная, заканчивается оттянутым тупым антапексом. Кольцевидный выемчатый поясок расположен экваториально. Глубокая и широкая борозда[1] простирается по всей длине клетки. Наиболее заметна она на эписоме (см. рисунок, *6*). На брюшной стороне гипосомы границы борозды становятся незаметными из-за наличия многолучевого перфорированного скелета, гребнями выступающего на поверхности клетки. Ареолы на гипосоме различного диаметра и ориентированы вдоль лучей скелета. Скелет клетки подобно ажурной корзине как бы охватывает гипосому, в эписоме скелет образует нежную сетку в результате соединения различных многоугольников. Овальное ядро (?) находится в центре гипосомы.

Впервые обнаружен зимой в Неаполитанском заливе (Атлантический океан).

В Авачинской губе встречен в мае и июне у поверхности при температуре воды 6—13 °С.

Примечание. Найденные нами экземпляры занимают промежуточное положение между видами *A. elegans* и *A. quincuncialis*, а по большинству признаков более близки к первому. С последним видом их сближают куполообразная эписома с заостренной и несколько загнутой верхушкой, а также более широкий, чем у *A. elegans*, поясок. Указанные виды изучены недостаточно хорошо, поскольку встречаются крайне редко и не исследованы живыми. Возможно, они представляют собой один вид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Возженникова Т. Ф. Введение в изучение ископаемых перидиниевых водорослей. М., 1965. 156 с.

[1] Поскольку на рисунке Schütt, воспроизведенном Y. Schiller (1937), изображение клетки дано со спины, можно предположить наличие продольной борозды с брюшной стороны, как это показано на нашем экземпляре.

Коновалова Г. В. Виды динофитовых водорослей, новые для Авачинской губы (Камчатка) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 127—131.

КриштофовичА. Н. Каталог растений ископаемой флоры СССР. М.—Л., 1941. 566 с.

Bursa A. S. Actiniscus canadensis n. sp., *A. pentasterias* Ehrenberg v. *arcticus* n. var., *Pseudoactiniscus apentasterias* n. gen., n. sp., marine relicts in Canadian Arctic Lakes // J. Protozool. 1969. Vol. 16. N 3. P. 411—418.

Kofoid C. A. New species of dinoflagellates // Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 1907. Vol. 50. N 6. P. 163—207.

Rampi L. Sualcune Peridinee nuove od interessanti raccolte nelle acque di Sanremo // Acad. Lequr. Sci. Lett. 1951. Vol. 8. P. 1—11.

Schiller J. Dinoflagellata (*Peridineae*) // Rabenhorsts Kryptogamen Flora. 1937. Vol. 10. N 3. P. 321—590.

Sournia A. Atlas du phytoplancton marin. Cyanophycees, Dictyochophycees, Dinophycees, Raphidophycees. Vol. 1. Paris, 1986. 219 p.

Taylor F. J. R. Dicroerisma psilonereiella gen. et sp. nov., a new dinoflagellate from British Colambia coastel waters // Protistologica. 1969. Vol. 5. P. 169—172.

Taylor F. J. R. Dinoflagellate morphology. Oxford etc., 1987. P. 24—91.

Камчатский институт
экологии и природопользования ДВО РАН
Петропавловск-Камчатский

Получено 16 VIII 1994

SUMMARY

Morphological description and brief ecological and geographical characteristics are given for the first time for three species of dinoflagellates with internal skeletal elements from Avachi Bay: *Dicroerisma psilonereiella*, *Amphitholus elegants* and *Actiniscus pentasterias*. *D. psilonereiella* and *A. elegans* are new for Russian seas.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 58(019)«1941/1945»

К. В. Манойленко

ТРУДЫ БОТАНИКОВ В ГОДЫ ВЕЛИКОЙ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ВОЙНЫ (1941—1945)

K. V. MANOJLENKO. PUBLISHED WORKS OF BOTANISTS DURING THE YEARS OF THE GREAT PATRIOTIC WAR (1941—1945)

Великая Отечественная война, начавшаяся 22 июня 1941 г., нарушила жизненные, производственные и научные планы ботаников (как и всех граждан нашей страны), заставила изменить весь строй жизни институтов и учебных заведений.

Президент Академии наук СССР ботаник В. Л. Комаров в августе и сентябре 1941 г. на страницах газеты «Правда» отметил высокий уровень науки и культуры как залог непобедимости нашей страны, сформулировал задачи ученых в борьбе с фашизмом и выразил уверенность в победе (Комаров, 1941а : 3, 1941б : 3).

Уже с первых дней Великой Отечественной войны ботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН), Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева (ИФР), университетов, ботанических садов, отраслевых научно-исследовательских институтов четко определили свое участие в борьбе с врагом (Кольцов, 1962; Левшин, 1966). Многие из них ушли на фронт, вступили в ряды народного ополчения. Однако в целом научная работа продолжалась, несмотря на разрушение гитлеровцами ряда лабораторий, кафедр институтов Украины и Белоруссии, гибель многих исследователей на фронтах и в осажденном Ленинграде (подробности жизни ученых в этот период отражены в статьях: Ильин, Лавренко, 1942; Ильин и др., 1942; Соколов, 1964; Лавренко, 1975; Манойленко, 1988). По решению правительства университеты и академические научные учреждения Москвы и Ленинграда были эвакуированы на Урал, в Среднюю Азию, Поволжье, например Московский университет — в г. Ашхабад (Туркменская ССР), ИФР — в г. Фрунзе (Киргизская ССР), Ленинградский университет — в г. Саратов (РСФСР), часть коллектива БИН — в Казань (Татарская АССР).

Тематика исследований того времени была очень разнообразной и состояла как из новых задач, диктуемых нуждами фронта и тыла, так и из прикладных и фундаментальных проблем, принятых к исследованию в довоенный период.

Изучение литературы того периода (журнальных статей, биографических материалов, архивных документов) помогает создать обобщенное, целостное представление о масштабе и многоплановости занятий ботаников в годы Великой Отечественной войны. Вместе с тем это изучение позволяет систематизировать выполнявшиеся исследования, разделить их на три основные группы — работы общетеоретического, практического и историко-научного характера. Внутри каждой из этих групп видны четкие направления исследований, круг решаемых проблем. При рассмотрении этих материалов становятся ясными и факторы этой деятельности ботаников, ее стимуляция. Если говорить о работах практического свойства, то в них в грозные для страны годы ученые демонстрировали высокие чувства истинного патриотизма, стремления к победе, верность лучшим традициям отечественной науки. Продолжавшиеся специальные экспериментальные и

теоретические ботанические исследования осуществлялись в рамках технических и методических возможностей военного времени.

Несмотря на суровые условия войны, систематики БИН, как оставшиеся в блокадном городе, так и эвакуированные в Казань, продолжали самую значительную и многолетнюю свою работу по составлению коллективного капитального труда «Флора СССР». Работа шла под руководством В. Л. Комарова (который, как известно, был инициатором этого фундаментального издания) и Б. К. Шишкина. За время войны была напечатана часть тиража XI тома, подготовлен к печати XII том и велись работы по подготовке следующих томов (Соколов, 1946).

XII том, посвященный роду Астрагал, вышел в свет уже в мирное время, в 1946 г. Обработка большей части видов рода *Astragalus* была выполнена Н. Ф. Гончаровым. Однако вся подготовка рукописи к печати осуществлялась в Ленинграде в тяжелейшие дни блокады. Не увидел завершения своего самоотверженного труда Н. Ф. Гончаров. Он, как это отмечено в предисловии к XII тому, до последних часов своей жизни работал над рукописью и довел ее почти до конца.

Значительная часть работы, сделанной оставшимися в блокадном городе научными сотрудниками БИН, отражена в сборнике, который так и называется «Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943)» (1946). Некоторые из них стали классическими, например «Основные закономерности распределения растительности Афганистана» И. А. Линчевского и А. В. Прозоровского, «Болотные ландшафты и принципы их классификации» Е. А. Галкиной и др.

Под руководством В. Н. Сукачева, Е. М. Лавренко, В. П. Малеева и др. тогда же продолжалась подготовка очередного тома капитального труда «Растительность СССР» (Соколов, 1946).

В. Н. Сукачев в войну продолжал развивать теоретические вопросы фитоценологии. Сохраняя связь с довоенной тематикой и углубляя идеи, изложенные ранее, Сукачев (1942, 1944, 1945) рассмотрел основные движущие силы развития растительного покрова, разграничил и определил понятия «фитоценоз» и «биогеоценоз», раскрыл принципы генетической классификации в биоценологии. Одновременно он участвовал в решении прикладных задач, например в изучении сапропеля как возможной кормовой базы (Сукачев, 1943).

Е. М. Лавренко, находившийся в самом начале войны в осажденном Ленинграде, а затем вне его, продолжал изучение флоры и растительности субаридных районов, размышлял над теоретическими вопросами геоботаники, ее истории (Лавренко, 1943). В 1944 г. была опубликована его программная статья «Очередные теоретические задачи советской геоботаники» (Лавренко, 1944а). Тогда же вышли в свет его очерки, посвященные юбилейным датам В. Л. Комарова и Б. А. Келлера (Лавренко, 1944б,в). Будучи летописцем своего времени, он на страницах журнала «Природа» уже в 1942 г. запечатлел героические картины работы сотрудников БИН, которые в условиях ежедневных бомбардировок и обстрелов стойко и мужественно сохраняли гербарные коллекции, ценнейшие собрания живых растений, музей и библиотеку (Ильин, Лавренко, 1942; Ильин и др., 1942).

Восхищение этим повседневным подвигом выразил и академик С. И. Вавилов. В 1942 г. он писал И. И. Любименко[1] (прожившей все 900 дней блокады в доме на территории Ботанического сада БИН): «Спасибо Вам за письма. Чем больше узнаешь о том, как жили ленинградцы и что пережили они зимой, тем больше поражаешься и людям, и времени. Необычайно жалко умерших, но пережившие это люди совсем особой складки».[2]

Особое место в ботанической литературе военного периода занимает труд

---

[1] Историк, вдова В. Н. Любименко.

[2] Санкт-Петербургский филиал Архива РАН (далее — СПбФА РАН). Ф. 885. Оп. 1. № 255. Л. 1.

А. Л. Тахтаджяна «Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений (этюды по эволюционной морфологии)». Публикация этой работы в 1943 г. в Ереване стала своего рода вехой в разработке наиболее трудной проблемы эволюционной морфологии растений. Напомним, что ранее к данной проблеме обращался Б. М. Козо-Полянский (1937), однако многие вопросы этой общебиологической темы оставались открытыми. Тахтаджян расширил уже имевшиеся представления о причинах своеобразия онтогенеза высших растений, проанализировал онтогенетические основы филогенеза, указал на значение неотении в эволюции растительного мира.

Эволюционным аспектам другого раздела ботаники — физиологии посвятил свою теоретическую работу, изданную в Ереване в 1943 г., Н. Г. Холодный. Он в то время находился в Армении, куда приехал (в связи с оккупацией Киева) по приглашению местных ботаников и И. А. Орбели, возглавлявшего тогда Армянский филиал Академии наук СССР. Эти страницы биографии Холодного документально свидетельствуют о взаимодействии ученых, их помощи друг другу, дают пример солидарности перед лицом опасности. Из всех военных лет время, проведенное Холодным в Армении (1942—1944 гг.), оказалось в научном отношении наиболее продуктивным. Об этом он писал в своих неопубликованных мемуарах «Воспоминания и мысли натуралиста» в 1946 г. (Манойленко, 1969 : 108). Совместно с А. Л. Тахтаджяном и Г. А. Ярошенко он изучал влияние ростовых веществ на морфогенез растений (Холодный и др., 1944). Кроме того, он подвел итоги прежней работы по вопросу происхождения жизни на Земле, создал такие обобщающие труды мировоззренческого плана, как «Дарвинизм и эволюционная физиология» (1943) и «Мысли дарвиниста о природе и человеке» (1944а). Работая в 1943 г. в окр. г. Кировакана, в отделении Ботанического сада Академии наук Армянской ССР, среди прекрасной природы и дружественных коллег, Холодный занимался исследованием вопроса о возможности микроорганизмов питаться летучими органическими веществами, выделяемыми в воздух высшими растениями. Выдвинутая им гипотеза «воздушных витаминов» (Холодный, 1944б,в), подкрепленная объективными данными, привлекла к себе внимание ученых, и особенно медицинских работников. Своими наблюдениями и мыслями Холодный делился с В. И. Вернадским и Л. А. Орбели.[3] Он писал Вернадскому: «Меня утешило такое Ваше положительное отношение к гипотезе „воздушных витаминов". Это совершенно новая проблема».[4]

В. И. Вернадский в самые тяжелые годы войны (июль 1941—август 1943 гг.) находился в г. Боровом (Казахская ССР). Он неизменно и интенсивно трудился над многими проблемами естествознания и философии, а главное — над итоговой книгой «Химическое строение биосферы Земли и ее окружения» (1965). Он переписывался со многими учеными, поддерживая их своим оптимизмом и вселяя веру в победу, в избавление от гитлеровцев. «Я смотрю вперед, не сомневаясь в их изгнании, так как убежден, что биосфера геологически меняется и переходит в ноосферу — царство разума, субстрат исторического процесса человечества», — писал В. И. Вернадский ленинградскому биологу И. И. Канаеву в Красноярск 24 ноября 1942 г.[5] Уже в это время он обратился к В. Л. Комарову как президенту АН СССР с запиской, в которой наметил программу послевоенного восстановления производительных сил страны с ведущей ролью ученых в этой деятельности (Мочалов, 1982). Он был убежден, что после войны начнется общий подъем мировой научной мысли, в котором отечественные ученые займут лидирующее положение. Это убеждение выдающийся ученый XX в. основывал на факте богатого научного потенциала страны, еще более возросшего в годы Отечественной войны.

Ботаники в этом процессе занимали видное место. Они не только сохранили научные школы и направления в главнейших отраслях своей науки (морфологии,

[3] СПбФА РАН. Ф. 895. Оп. 3. № 1473. Л. 1.

[4] Архив РАН (далее — АРАН). Ф. 518. Оп. 3. Д. 1756. Л. 21.

[5] СПбФА РАН. Р. У. Оп. 1-В. № 57. Л. 4.

систематике, физиологии, ботанической географии, микологии, альгологии), но и обеспечили их развитие. Это подтверждается, например, исследованиями М. М. Голлербаха по проблеме почвенных водорослей СССР, работами А. С. Бондарцева по обработке трутовых грибов, исследованиями Б. А. Федченко по флоре Памира, Р. Ю. Рожевиц — по обработке группы злаков, разработками принципов классификации растительности (Е. А. Галкина, А. А. Корчагин, И. А. Линчевский) и др. Физиологи растений продолжали разработку традиционных разделов своей науки — процессов фотосинтеза (В. А. Бриллиант и др.), химизма дыхания (А. Н. Бах), водообмена, засухоустойчивости (А. М. Алексеев, Н. А. Максимов). Было продолжено изучение физиологически активных веществ: их влияние на ускорение созревания плодов и укоренение черенков, применение в субтропическом сельском хозяйстве и воздействие на процессы развития растений (И. Е. Кочерженко, Н. А. Максимов, Ю. В. Ракитин, Р. Х. Турецкая, Н. Г. Холодный, М. Х. Чайлахян и др.). Эти работы, будучи актуальными для того времени, имели историческую перспективу: ученые заложили основу для формирования новых подходов и направлений в деле познания функциональной системы растения на молекулярно-биохимическом и экологическом уровнях.

Наряду с этим, так сказать, «мирным» кругом теоретических проблем ученые выполнили много необходимых в то время практических работ. Среди них работы, имевшие оборонное значение: составление военно-геоботанических карт (Е. М. Лавренко, Е. П. Матвеева, А. И. Лесков), пособий для ориентации бойцов в растительном покрове в условиях партизанской войны, разработка и издание инструкций по созданию изгородей из растений, дернин для целей маскировки, инструкций для бойцов-конников (Ильин, Лавренко, 1942).

В связи с военными условиями заметно расширились рамки исследований в области ботанического ресурсоведения. Было составлено много брошюр, содержащих жизненно важные для населения советы (например, брошюры П. А. Генкеля «Чем прокормиться в исключительных условиях» (1941), «Что можно найти для еды в лесу и на болоте» (1942); об использовании в пищу различных дикорастущих растений писали Р. Ю. Рожевиц (1942), В. И. Чирков (1943), Н. П. Красинский (1943)).

Большую работу в помощь населению осажденного города вели оставшиеся в Ленинграде сотрудники БИН. Они выращивали для города рассаду овощных культур (А. И. Сметанникова и др.), лекарственные растения (Н. Н. Монтеверде и др.); устроили постоянную выставку дикорастущих съедобных растений, опубликовали брошюры и плакаты на эту тему; исследовали новые витаминоносные растения, сумели получить концентрат витамина С из хвои сосны и вырабатывали значительное количество противоцинготного препарата; разработали медицинский пихтовый бальзам — прекрасное средство для заживления ран (М. М. Ильин, П. А. Якимов, С. Д. Мовчан и др.) и другие новые средства антисептического и кровоостанавливающего действия для лечения раненых. Замечательны работы В. П. Савича, Л. И. Савич-Любицкой, Б. Н. Клопотова в содружестве с врачами-хирургами (С. А. Новотельнов) по изучению сфагнового мха: изготовленные из него мази, присыпки использовались в госпиталях. М. М. Ильин и Е. М. Лавренко (1942 : 14) — непосредственные участники событий тех грозных лет писали: «Никогда научная мысль ученых СССР не проявляла столько энергии в отыскании новых средств с целью облегчить участь наших раненых бойцов, как в эту подлинно народную войну».

По заданию правительства Президиум АН СССР организовал проведение работ по сапропелю, включавших в себя полевые изыскания по определению его залежей в Свердловской, Челябинской и Курганской областях. Руководил этими работами Л. А. Орбели при непосредственном участии В. Н. Сукачева. Была сформирована группа при Уральской комплексной экспедиции (Сукачев, 1943). Параллельно с полевыми проводились биологические и палеонтологические исследования, осуществлялся химический анализ сапропеля. За короткий срок на всех

обследованных озерах был выявлен сапропель, пригодный на корм скоту; составлены инструкции по применению сапропеля в животноводстве. В этой комплексной работе присутствовал и теоретический аспект. В письме от 7 августа 1943 г. Сукачев сообщал Орбели из Свердловска: «Микроскопическое изучение позволило получить много ценных данных по генезису уральских сапропелей, по истории озер и по развитию растительности в четвертичном периоде и в среднем и южном Урале и Приуралье. На основании этих всех данных составилась новая, более обоснованная классификация уральских сапропелей».[6]

Считаясь с реальностью военного времени, многие ботаники направили свои усилия на оказание помощи сельскохозяйственному растениеводству. Они составляли рекомендации по выращиванию картофеля, сахарной свеклы, овощей (например, в Ленинграде в 1943 г. была издана брошюра А. И. Сметанниковой «Выращивание зелени», а в Киргизии — брошюра Е. В. Бобко и М. А. Зорина «Как обеспечить себя овощами с индивидуального огорода» (1943)), по повышению урожая семян люцерны (Бобко, Андреева, 1944), по сокращению сроков получения овощных растений (Бельденкова и др., 1945).

Во время войны биологи оказали значительную помощь сельскому хозяйству среднеазиатских республик, что было необходимо всей стране, ибо ряд ее аграрных районов находился в руках врага (Левшин, 1966). Биологи изучали флору этого региона, определяли физиологическую основу районированных там культур, уделили внимание разработке методов расширения посевных площадей и освоения новых культур. Показательна в этом отношении деятельность П. А. Баранова (1945). Он участвовал в экспедициях с целью изучения флоры Узбекской ССР и многое сделал для развития культуры сахарной свеклы в этой республике. Он выступил с рекомендациями по агротехнике в местных условиях с учетом длины дня и температурного режима. А. В. Благовещенский, будучи в годы войны в Ташкенте (Узбекская ССР), исследовал вопросы, связанные с обменом веществ у галофитов, определил влияние солей на прорастание семян (1942а,б). Д. Н. Прянишников, который в годы войны также находился в Узбекистане, разработал комплекс мер по реконструкции хлопково-люцерновых севооборотов, применение которых позволило Узбекистану создать собственную зерновую базу, вдвое увеличить урожай хлопчатника, акклиматизировать новую для Средней Азии культуру сахарной свеклы (Петербургский, 1952). В ташкентский период жизни Прянишников работал над книгой, ставшей классической, «Азот в жизни растений и в земледелии СССР», первое издание которой осуществлено в 1945 г. (Прянишников, 1953). В решении проблемы получения дополнительных сырьевых ресурсов для промышленности за счет использования дикорастущих растений Средней Азии принял участие Д. А. Сабинин. Он, в частности, выяснял возможности более рационального использования растений пустынь в Туркмении. Среди местных солянок им были обнаружены виды, рекомендованные для получения лимонной кислоты (Сабинин и др., 1942). В хлопководческих хозяйствах Узбекской ССР нашли распространение методы повышения солеустойчивости семян хлопчатника, предложенные Генкелем (Генкель и др., 1942; Генкель, Колотова, 1943).[7] Роль млечных путей в физиологических процессах у каучуконосов Средней Азии начал исследовать А. А. Ничипорович (1943, 1944).

В этот период заметно возрос интерес ботаников к истории науки. Это было вызвано подъемом патриотизма, актуальностью популяризации достижений отечественной ботаники. В ее прошлом, в биографиях выдающихся ученых-предшественников исследователи военной поры искали и находили своеобразную «точку опоры» в трудных жизненных обстоятельствах. Историко-научные публикации первой половины 40-х годов разнообразны по форме и содержанию: это обзоры той

[6] СПбФА РАН. Ф. 895. Оп. 3. № 1064. Л. 3 об.

[7] См.: Б. В. Левшин (1966). АРАН. Ф. 541. Оп. 6. Д. 2. Л. 42.

или иной проблемы, статьи, посвященные юбилейным датам в деятельности ученых (например, статьи о В. И. Вернадском, В. Л. Комарове, К. А. Тимирязеве и др.). В историческом плане было построено и проведено Четвертое Тимирязевское чтение: Н. А. Максимов (1944) выступил с докладом «Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней».

В 1943 г. началась работа по составлению незаменимой сегодня книги «Очерки по истории русской ботаники» (Бреславец и др., 1947). Тогда же была начата разработка структуры и концепции настольной для каждого исследователя книги — биографо-библиографического словаря «Русские ботаники»[8] (Лавренко, Тихомиров, 1944; Липшиц, 1947).

Материалы о научно-исследовательской и организационной деятельности ботаников в годы войны, изложенные здесь очень кратко, интересны и сегодня: в них отражены нелегкая жизнь ученых, их мироощущения, нравственные ценности, давшие импульс к самоотверженному труду, который способствовал победе нашего народа в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов П. А. Биология развития сахарной свеклы в Узбекистане // Бюл. САГУ. 1945. Вып. 23. С. 109—111.

Бельденкова А. Ф., Корякина В. Ф., Сметанникова А. И. Получение семян и некоторых двулетних овощных растений в один год // Сов. ботаника. 1945. № 5. С. 29—35.

Благовещенский А. В. Современное состояние вопроса об обмене веществ у галофитов // Тр. Узбекского филиала АН СССР. Сер. 11. 1942а. Бот. 5. С. 5—17.

Благовещенский А. В. К вопросу о влиянии солей на прорастание семян // Тр. Узбекского филиала АН СССР. Сер. 11. 1942б. Бот. 5. С. 75—80.

Бобко Е. В., Андреева Н. В. Повышение урожая семян люцерны с помощью борных удобрений в условиях Киргизии // Докл. Всесоюз. акад. с.-хоз. наук. 1944. Вып. 11-12. С. 18—20.

Бобко Е. В., Зорин М. А. Как обеспечить себя овощами с индивидуального огорода. Фрунзе, 1943. 25 с.

Бреславец Л. П., Исаченко Б. Л., Комарницкий Н. А., Липшиц С. Ю., Максимов Н. А. Очерки по истории русской ботаники. М., 1947. 318 с.

Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения (1944). М., 1965. 204 с.

Генкель П. А. Чем прокормиться в исключительных условиях. М., 1941. 14 с.

Генкель П. А. Что можно найти для еды в лесу и на болоте. М., 1942. 18 с.

Генкель П. А., Колотова С. С. Сравнительный метод оценки степени солеустойчивости хлопчатника // ДАН СССР. 1943. Т. 39. Вып. 5. С. 209—212.

Генкель П. А., Колотова С. С., Новиков В. А. Повышение солеустойчивости хлопчатника на засоленных почвах путем предпосевной обработки семян. Ташкент, 1942. 20 с.

Ильин М. М., Лавренко Е. М. Ботаника и война // Природа. 1942. № 3-4. С. 13—20.

Ильин М. М., Лавренко Е. М., Савич В. П. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР в 1941 г. // Природа. 1942. № 3-4. С. 94—98.

Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937. 254 с.

Кольцов А. В. Ученые Ленинграда в годы блокады (1941—1943). М.—Л., 1962. 143 с.

Комаров В. Л. Красная Армия защищает мировую цивилизацию // Правда. 1941а. 30 августа. С. 3.

Комаров В. Л. Наука — на службу Отечественной войне! // Правда. 1941б. 28 сентября. С. 3.

Красинский Н. П. Можжевеловая ягода — новый источник сахаристых веществ // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 208—210.

Лавренко Е. М. Развитие основных идей советской геоботаники (фитоценологии) за 25 лет (1917—1942) // Почвоведение. 1943. № 3. С. 15—33.

Лавренко Е. М. Очередные теоретические задачи советской геоботаники // Сов. ботаника. 1944а. № 4-5. С. 3—19.

---

[8] Было выпущено только 4 тома (буквы А—К).

Лавренко Е. М. К 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности академика Б. А. Келлера // Природа. 1944б. № 5-6. С. 127—131.
Лавренко Е. М. Академик В. Л. Комаров как ботанико-географ // Сов. ботаника. 1944в. № 6. С. 24—29.
Лавренко Е. М. Ботанический институт АН СССР в первый год Великой Отечественной войны. (Памяти погибших товарищей-ботаников в войне 1941—1945 гг.) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1796—1813.
Лавренко Е. М., Тихомиров Б. А. Составление «Словаря ботаников России и СССР» // Сов. ботаника. 1944. № 3. С. 54—55.
Левшин Б. В. Академия наук СССР в годы Великой Отечественной войны (1941—1945 гг.). М., 1966. 187 с.
Липшиц С. Ю. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь. Т. 1. М., 1947. 335 с.
Максимов Н. А. Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней. М.—Л., 1944. 48 с.
Манойленко К. В. Очерки из истории изучения фитогормонов в отечественной науке. Л., 1969. 273 с.
Манойленко К. В. Работа ботаников-физиологов // Исследования в области науки и техники. Л., 1988. С. 10—13.
Мочалов И. И. Владимир Иванович Вернадский (1863—1945). М., 1982. 486 с.
Ничипорович А. А. О целостности млечной системы кок-сагыза // ДАН СССР. 1943. Т. 40. Вып. 6. С. 279—282.
Ничипорович А. А. Млечная система кок-сагыза как система регулирования водного режима // ДАН СССР. 1944. Т. 42. Вып. 4. С. 195—198.
Петербургский А. В. Краткий очерк жизни и деятельности академика Д. Н. Прянишникова // Д. Н. Прянишников. Избр. соч. М., 1952. Т. I. С. 12—28.
Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР // Избр. соч. М., 1953. Т. II. С. 9—168.
Рожевиц Р. Ю. Используйте для питания прибрежную и водную растительность. Л., 1942. 23 с.
Сабинин Д. А., Баславская С. С., Белоусова А. В., Шоклендер Г. Д. Новые данные о химизме солянок Туркмении // ДАН СССР. 1942. Т. 36. Вып. 36. Вып. 2. С. 84—87.
Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л., 1946. 468 с.
Соколов В. С. Работа и жизнь Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны СССР (1941—1943 гг.) // Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л., 1946. С. 7—21.
Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. № 1-3. С. 5—17.
Сукачев В. Н. Сапропель как кормовая база // Вест. АН СССР. 1943. № 4-5. С. 71—72.
Сукачев В. Н. О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биол. 1944. Т. 5. № 4. С. 213—227.
Сукачев В. Н. Биогеоценология и фитоценология // ДАН СССР. 1945. Т. 47. Вып. 6. С. 447—449.
Тахтаджян А. Л. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений (этюды по эволюционной морфологии) // Науч. тр. Ереванского гос. ун-та. 1943. Т. 22. С. 71—176.
Холодный Н. Г. Дарвинизм и эволюционная физиология. Ереван, 1943. 52 с.
Холодный Н. Г. Мысли дарвиниста о природе и человеке. Ереван, 1944а. 59 с.
Холодный Н. Г. Летучие выделения цветов и листьев как источник питания микроорганизмов // ДАН СССР. 1944б. Т. 43. Вып. 2. С. 75—78.
Холодный Н. Г. Органические вещества атмосферы и их роль в живой природе // Изв. АН АрмССР. 1944в. № 3. С. 31—42.
Холодный Н. Г., Ярошенко Г. А., Тахтаджян А. Л. К экспериментальной морфологии и тератологии листа // Бот. журн. 1944. Т. 29. № 4. С. 99—107.
Чирков В. И. Шиповник. Л., 1943. 39 с.

К. В. Манойленко

Институт истории
естествознания и техники РАН
Санкт-Петербургский филиал

Получено 10 I 1995

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 582.29

ПРОБЛЕМЫ ЛИХЕНОЛОГИИ НА ПЯТОМ МЕЖДУНАРОДНОМ МИКОЛОГИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ (14—21 августа 1994 г., Ванкувер, Канада)[1]

N. V. MALYSHEVA. PROBLEMS OF LICHENOLOGY AT THE FIFTH INTERNATIONAL MYCOLOGICAL CONGRESS (AUGUST 14—21 1994, VANCOUVER, CANADA)

Поскольку лишайники часто рассматриваются как своеобразная группа грибов, находящихся в постоянном симбиозе с водорослями (Окснер, 1974), в настоящее время лихенологи активно участвуют в микологических конференциях и конгрессах. На Пятый международный микологический конгресс, проходивший в Канаде (г. Ванкувер) 14—21 августа 1994 г., были представлены доклады, посвященные различным аспектам изучения лихенологии. В работе конгресса приняли участие около 123 ученых-лихенологов (примерно треть лихенологов всего мира) из 18 стран. Было сделано около 90 докладов (пленарных — 6, секционных — 52, постеров — 32), тезисы которых опубликованы (Fifth International Mycological Congress. Abstracts. August 14—21, 1994. Canada, Vancouver: British Columbia, 1994. 254 p.).

В данной работе сделана попытка отразить общие тенденции и новые направления в лихенологии, а также отметить активность участников. Из-за большого разнообразия тематики представленных докладов остановимся на их обзоре по секциям.

На пленарном заседании в общих докладах обсуждались различные вопросы лишайникового симбиоза (на уровне молекулярного, клеточного и организменного взаимодействий).

Особенно интересным было выступление молодой американской исследовательницы генетика **P. T. De Priest** (совместно с **A. Gargas**), рассматривающей лишайники как модель для изучения эволюции на молекулярном уровне. Ею изучены структура и изменение рибосомальной РНК у грибного компонента лишайников; прослежена вариабельность по длине и нуклеотидной последовательности оснований в рибосомальной ДНК; обнаружена изменчивость ее у представителей разных таксономических рангов — от порядков до видов, в популяциях — у разных генетических особей.

Rosmarie Honegger (Швейцария) в своей работе рассмотрела вопросы взаимодействия мико- и фитобионтов в талломах *Xanthoria parietina* и *Parmelia sulcata.* В результате полученных ею данных подтверждена точка зрения, согласно которой морфологически продвинутые талломы лишайников представляют собой сложные адаптации специализированных по питанию грибов к внутриталломному сохранению популяций мелких клеток фитобионта. В исследовании широко применялись различные методы криотехники.

Проблемам экспериментального культивирования лишайников и их симбионтов был посвящен доклад **Elfie Stocker-Worgotter** (совместно с **R. Türk**) (Швейца-

[1] Материал данной статьи был доложен на заседании Лихенологической секции РБО 3 ноября 1994 г.

рия). Успешные результаты ресинтеза тройного симбиоза (цианобактерия, зеленая водоросль, гриб) у некоторых представителей рода *Peltigera*, а также рассмотрение деталей морфогенеза вызвали наибольший интерес.

Японский ученый **Y. Yamamoto** (совместно с **Y. Kinoshita, I. Yoshimura**) рассказал о результатах изучения вторичных метаболитов у 700 штаммов культур изолированных мико- и фитобионтов и сегментов талломов *Acarospora, Cetraria, Cladonia, Usnea* и др. на модифицированной среде Лилли—Барнетт. Было показано, что образование пигментов, депсидов, дибензофуранов зависит от pH среды, источников углерода и азота, неорганических ионов, биологически активных веществ, температуры, количества инокулюма и ряда других факторов.

Оригинальный подход к проблеме симбиоза при совместном развитии талломов разных видов предложили **S. Ott** и **H. M. Jahns** (Германия). На примере изучения совместного развития слоевищ *Fulgensia bracteata* и *Toninia coeruleonigricans* в природных условиях и при лабораторном культивировании рассматривались вопросы взаимной адаптации в экосистемах, степени развития и регенерации талломов, образования вегетативных диаспор (соредий, изидий), зависимости от внешних факторов (света и питания). Выяснено, что онтогенетические процессы, видимо, регулируются фитогормонами лишайников.

Аспектам взаимодействия лишайников и паразитирующих на них грибов (300 родов, 1000 видов) был посвящен интересный доклад **J. D. Lawrey** (США). Грибы, поселяющиеся на лишайниках, образуют различные биотрофные ассоциации — от паразитизма до комменсализма, а в некоторых случаях даже до мутуализма. Сам факт заселения грибами лишайников необычен, поскольку последние образуют вторичные метаболиты, обладающие антибиотической активностью. Этим, однако, объясняется причина редкого паразитизма лишайников в природе, тогда как среди нелихенизированных аскомицетов много паразитов. Результаты проведенных полевых и лабораторных исследований показали: 1) таксоны грибов, поселяющихся на лишайниках, вызывают бóльшую деградацию слоевищ, чем родственные таксоны, обычно не встречающиеся на лишайниках; 2) паразиты лишайников толерантны ко вторичным лишайниковым метаболитам; 3) грибы, поселяющиеся на лишайниках и имевшие длительный период коэволюции с лишайниками, более толерантны ко многим лишайниковым веществам.

Работа на секциях велась по следующей тематике: 1) альпийская и полярная лихенология (20 докладов, сообщенных на двух заседаниях); 2) экофизиология лишайников (11); 2) лихенизированные грибы на листьях (3); 4) стратегия охраны лишайников (7); 5) систематика и эволюция лихенизированных аскомицетов (6); 6) биотехнология лишайников (5 докладов).

На секции «А л ь п и й с к а я и п о л я р н а я л и х е н о л о г и я» (организаторы **Darwin Coxson**, Канада; **Thomas Nash III**, США; **Rodny Seppelt**, Австралия) бóльшая часть докладов была посвящена флористическому, таксономическому, фитоценотическому и географическому аспектам изучения лишайников. Интересное сообщение сделал **G. Kantvilas** (Австралия) о лихенофлоре гор Тасмании. Об особенностях флоры лишайников прибрежной Антарктики рассказал **M. Inoue** (Япония). Таксономии рода *Caloplaca* в полярных регионах было посвящено сообщение **U. Søchting, M. Olech** (Дания). Структуре эпилитных лишайниковых сообществ (**M. Dale**, США), заселению лишайниками морен прибрежной Антарктики (**L. G. Sancho, F. Valladares**, Испания), экосистемным взаимодействиям лишайниковых сообществ (**T. G. A. Green, R. I. Lewis-Smith**, Англия) было уделено особое внимание. Распространению арктоальпийских видов и их происхождению было посвящено исследование **J. W. Thomson** (США), а фитогеографии континентальных антарктических лишайников — исследование **R. Seppelt** (Австралия). Вопросы физиологии в экстремальных условиях, углеродного и водного обмена лишайников в полярных регионах рассмотрел **L. Kappen** (Германия), адаптации криптоэндолитных лишайников к экстремальным полярным условиям — **I. Friedman** (Гер-

мания), экофизиологических исследований у популяций *Cetraria nivalis* по широтному градиенту от Альп до Арктики — **Barbara Schipperges** (Германия). Обстоятельный доклад сделал **R. Türk** (совместно с **M. Pintaric, T. Peer**, Германия) о сравнении содержания минеральных веществ на известь- и кремнийсодержащем субстрате.

На секции «Экофизиология лишайников» (организатор **Thomas Nash III**, США) были затронуты проблемы водного обмена и фотосинтеза в условиях Антарктики (**M. J. Hovenden, R. D. Seppelt**, Австралия), снежного и ледяного покрова (**B. Schroeter, C. Scheidegger**, Австрия), а также проблемы газового обмена (**G. Gries, T. H. Nash III, Kesselmeier**, США; **K. Palmqvist**, Швеция). Аккумуляция эпилитами металлов (Pb, Cu, Zn) в естественных местообитаниях и в условиях загрязнения была посвящена работа **D. H. Richardson** (Канада).

На секции «Лихенизированные грибы на листьях» (организатор **E. Farkas**, Венгрия) очень обстоятельным и красочно иллюстрированным был доклад **R. Lücking** (Германия) об ассоциациях, микроклиматических предпочтениях и форофитных корреляциях лишайников, обитающих на листьях в тропических лесах. **E. Farkas** (Венгрия) сделала обзор исследований этой экзотической группы. Выяснилось, что за последние 40 лет по данной теме опубликовано 324 работы, известно 506 видов из 104 родов, из них 63 вида изданы эксикатами.

Секция «Стратегия охраны лишайников» (организаторы **Pat Wolseley**, Англия; **Goran Thor**, Швеция) привлекла внимание многих участников конгресса актуальностью проблем. В своем докладе **P. A. Wolseley**, обобщив данные по многим странам, показала, что абсолютно недостаточная работа ведется в этом направлении. Как важные и интересные были отмечены исследования по изучению динамики биоразнообразия лишайников России (**Н. В. Малышева**) и заповедных территорий Украины (**С. Я. Кондратюк**). **Goran Thor** (Швеция) привел таблицу, где наглядно показан высокий процент исчезающих видов лишайников в разных странах. Редким, исчезающим и исчезнувшим за последние 20 лет в Японии лишайникам был посвящен доклад **H. Kashivadani** (совместно с **S. Kurokawa**) (Япония). С большим интересом было воспринято сообщение **Roger Rosetretter** (США) о лишайниках тихоокеанского побережья северо-запада США и о необходимости охраны местообитаний редких видов в условиях интенсивного лесопользования. **T. Goward** (Канада) сообщил о распространении интересного вида *Nephroma occultum* в 145 точках в Северной Америке. Трансплантации и искусственному выращиванию лишайников в природных условиях как возможному пути сохранения исчезающих видов (на примере *Lobaria pulmonaria*) было посвящено выступление **C. Scheidegger** (Швейцария). План по сохранению лишайников, включающий в себя составление списков исчезающих видов, быструю их публикацию в «News Letter» с использованием электронной почты, предложил **Clifford W. Smith** (США).

На секции «Систематика и эволюция лихенизированных грибов» (организаторы **Ingvar Karnefelt**; Швеция, **Irwin Brodo**, Канада) рассматривались вопросы таксономии родов *Arthonia* (**Martin Grube**, Австрия), *Cladonia* (**S. Hammer**, США), *Lecanora* (**H. T. Lumbsch**, Германия; **D. D. Ryan, T. H. Nash III**, США). Использованию данных молекулярных исследований в этой области занимаются **A. Gargas** (США), **P. T. De Priest** (США), **M. Grube** (Германия), **J. E. Marsh**. В частности, **E. Lutzoni, J. W. Spatafora, D. Armaleo, B. Mahoney, S. La Greca, J. Johnson** (Швейцария), **P. Clerc, W. L. Culberson** (США) предлагают провести интеграцию лихенизированных и нелихенизированных аскомицетов в молекулярной систематике на основе строения субъединиц рибосомальной ДНК.

На секции «Биотехнология лишайников» (организатор **L. Xavier-Filho**, Бразилия) был заслушан обстоятельный доклад японского ученого **N. Hamada**, где подробно рассмотрены вопросы продуктивности химических веществ лишайникового микобионта в осмотической среде. В своем докладе руководитель секции **Lauro Xavier-Filho** коснулся вопросов, связанных с новыми возможностями в

биотехнологии лишайников на основе изучения ДНК и РНК, в частности с производством антибиотиков.

Среди стендовых докладов особенно выделялись постеры по таксономии группы *Cladonia verticillaris* в Южной Америке (**T. Ahti**, Финляндия), семейства *Ramalinaceae* (**J. Marsh, P. De Priest, A. Gargas, T. H. Nash III**), литоральных видов *Caloplaca* в Северной Америке (**U. Arup**, Швеция), группы *Usnea lapponica* в Фенноскандии (**P. Halonen, L. Myllys**, Финляндия). Изучению лишайников старых лесов Финляндии был посвящен постер **M. Kuusinen** (Финляндия), изучению реликтовых лесов Азорских островов — постер **O. W. Purvis, P. W. James** (США), **C. W. Smith** (Англия), исследованию альпийских луговых сообществ США — постер **S. Eversman** (США).

Лихенологов из России на конгрессе представляли **А. А. Заварзин** (С.-Петербург) («Изучение влияния низких доз естественной радиации на лишайники и лишайниковые сообщества», совместно с **И. А. Шапиро, А. П. Равинской**) и **Н. В. Малышева** (С.-Петербург) «Лишайники на древесных породах, интродуцированных в Россию из Северной Америки и Азии»).

Подводя итоги работы конгресса в области лихенологии, можно сделать вывод об активных исследованиях в области генетики и молекулярной биологии, о всестороннем изучении полярных лишайников, а также проблем биоразнообразия и сохранения лишайников.

В заключение хочется отметить хорошую организацию работы конгресса, непринужденную и деловую атмосферу заседаний, а также выразить благодарность организаторам конгресса и Международному научному фонду Дж. Сороса, при финансовой поддержке которых была осуществлена возможность участия в конгрессе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика, географическое распространение. Л., 1974. 284 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 IX 1994

УДК 061.3 : 581.5

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 5

МЕЖДУНАРОДНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ПРОБЛЕМАМ НЕОСВОЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ СЕВЕРА: ЭКОЛОГИЯ, УСТОЙЧИВОСТЬ, ЦЕННОСТИ (Рованиеми, Финляндия, 7—9 декабря 1994 г.)

I. B. KUCHEROV, O. V. REBRISTAYA, O. V. KHITUN. INTERNATIONAL CONFERENCE ON THE NORTHERN WILDERNESS AREAS: ECOLOGY, SUSTAINABILITY, VALUES (ROVANIJEMI, FINLAND, DECEMBER 7—9 1994)

С 7 по 9 декабря 1994 г. в Рованиеми, столице Финской Лапландии, проходило Второе международное совещание по проблемам неосвоенных территорий Севера, в котором мы принимали участие. В работе совещания участвовало 83 специалиста из 8 стран, в том числе из Финляндии 57 человек, из России — 17 (из Петербурга, Якутска, Москвы, Сыктывкара, Лапландского заповедника, Апатитов), из Норвегии — 3, из Великобритании — 2, из Швеции, США, Эстонии и Австралии — по 1

человеку. На 6 пленарных заседаниях было заслушано 33 доклада, а также представлено 13 стендовых докладов. Совещание проводилось в Арктическом центре Лапландского университета и явилось частью процесса разработки стратегии международного сотрудничества 8 северных стран в области охраны окружающей среды («Arctic Environment Protection Strategy» — AEPS), начатого в Рованиеми в 1991 г. и получившего благодаря этому название «Rovaniemi Process». Первое совещание было проведено в 1992 г. в Тромсё (Норвегия).

Понятие «wilderness area» в экологической традиции скандинавских стран имеет многозначную трактовку. С одной стороны, это территория, имеющая определенный статус охраны, близкий к статусу наших комплексных заказников, но более строгий: запрещается прокладывать дороги и проводить рубки. Однако допускаются индивидуальный и групповой туризм, сбор ягод и грибов, лицензированная рыбная ловля, а также традиционная деятельность коренного населения Севера — саами, эскимосов, инуитов. С другой стороны, понятие «дикая природа» рассматривается в социокультурном аспекте, с точки зрения ценности неосвоенных территорий для человека и самоценности природы как таковой.

Взгляд представителей северных народностей, занимающихся традиционными видами деятельности (оленеводством, рыболовством, охотой), на эти территории как на естественную среду обитания, разумеется, отличается от взгляда представителей западной культуры, рассматривающих эти территории как источник ресурсов, рекреационную территорию, эталон ненарушенной природы, пространство для комплексных научных исследований и для становящегося все более популярным на Западе экологического туризма.

Эти различные подходы нашли отражение в докладах участников совещания. Отличительной чертой совещания была его многопрофильность, т. е. обсуждение вопросов на стыке нескольких дисциплин — экологии, охраны природы, этнографии и социологии, решение задач рационального менеджмента на неосвоенных территориях и предотвращения потенциальных конфликтов.

Социокультурным аспектам изучения неосвоенных территорий Севера было посвящено большое число докладов. Особый интерес, на наш взгляд, представляют методики анкетирования различных профессиональных и социальных групп населения с целью выявления их понимания «ненарушенности» природы и критериев, предъявляемых ими к участку территории для своих целей, будь то охрана, земле- и лесопользование или отдых (одиночный или групповой пеший туризм, сбор грибов и ягод, охота, рыбная ловля, психологическая разгрузка и т. д.), освещавшиеся в докладах **V. Hallikainen** и **S. Lohiniva**. Выявленные интересы разных групп населения изучаются и оптимизируются так, чтобы эти интересы не противоречили друг другу, а режим использования каждой отдельной территории был бы наиболее благоприятным (доклады **A. Watson** и **L. Kajala**, **J. Saarinen**, **L. Kajala**). Следует отметить, что подобные социокультурные исследования — составная часть многих экологических проектов на Западе, а воплощение в жизнь практических рекомендаций ученых — рядовая работа местных властей или соответствующих ведомств и фирм. При этом поиск оптимального режима охраны ведется с точки зрения потребностей не только сегодняшнего дня, но и будущего в рекреационных зонах различной ориентации. Контакты человека с дикой природой рассматриваются как составная часть программ образования и развития личности (доклады **N. McIntyre** и **J. Kiewa**, **J. Alaraudanjoki**).

Наибольшую тревогу у участников совещания вызвал углубляющийся конфликт европейской цивилизации и традиционной культуры народов Севера: рушатся вековые духовные ценности, необратимо меняется образ жизни, в один узел сплетаются медико-социальные проблемы, проблемы перевыпаса оленьих пастбищ и продолжающегося увеличения поголовья оленей, отторжения больших территорий в связи с освоением нефтегазоносных районов Крайнего Севера и др. (доклады **J. Pentikäinen**, **Н. Гутсол**, **Т. В. Евдокимовой**, **H. Ruotsala**).

Красной нитью через многие доклады, а особенно в выступлениях **L. Müller-**

Wille и T. Kurttila, проходила мысль о том, что объектом сохранения и защиты должна стать не просто нетронутая природа в понимании ученых, а среда устойчивого существования северных народов, которые в силу своей малочисленности не наносили природе ощутимого вреда на протяжении столетий и сами являются частью этой среды.

Несколько особняком стоял философский доклад L. Vilkka о том, каковы ценности природы для самой природы и как можно решить этот вопрос с позиций различных философских школ.

При обсуждении вопросов практической организации охраны природы выявилась иерархичность в решении этой проблемы: планирование единой сети охраняемых территорий в масштабах Арктики в целом ведется сейчас в рамках программ международного сотрудничества (доклады координатора WWF International Arctic Program P. Prokosch и И. Б. Покровской), однако разработка системы конкретных мероприятий — задача регионального уровня. Она детализируется применительно к каждой охраняемой территории отдельно, будь то национальный парк (доклады M. Mela, A. Olli) или отдельный лесной массив (доклад T. Tynys), хотя, как отмечалось в докладе представителя Эстонии Ü. Ehrlich, специфические условия перехода небольшого государства к рыночной экономике могут потребовать единого подхода к решению проблемы охраняемых территорий в пределах всей страны.

Как для международной координации и планирования, так и для целей региональной и локальной охраны природы широко используются данные космической съемки, геоинформационные картографические системы и целевые банки данных (доклады P. Helle и A. Nikula, E. Husby и D. Henry).

Хочется особо подчеркнуть тот интерес, который проявляют западные ученые к проблемам и перспективам охраны природы в России, а также их доброжелательность и готовность к сотрудничеству. Не случайно то, что группа ученых из России была на совещании второй по численности (после хозяев — финнов): причиной этого явился не только наш интерес, но и стремление ученых Запада к сотрудничеству с учеными России. В последние годы многие скандинавские исследователи работали на российском Севере (на Кольском п-ове, на Полярном Урале и в Западносибирской Арктике, на Таймыре, в Якутии); они считают российские методологические подходы к охране природных территорий приоритетными.

Наиболее традиционными для нас были доклады, посвященные проблемам экологии биоценозов. В бóльшей части докладов нашел отражение комплексный подход к лесному биоценозу с позиций его использования человеком и изучения антропогенных сукцессий. В докладах рассматривались следующие проблемы: изменение биоразнообразия различных групп организмов в ходе естественных и антропогенных сукцессий, а также статистические методы анализа этого разнообразия (Y. Haila); влияние выпаса северных оленей на состояние северотаежных сосняков в Финской Лапландии (T. Helle и I. Kojola); зависимость численности и плотности популяций различных видов млекопитающих и птиц от характера использования лесных территорий в Финляндии и Карелии (доклад H. Linden, H. Helle и J. Kurhinen); влияние рубок на продуктивность плодовых тел высших грибов (A.-L. Paulus, E. Ohenoja, S. Tikkinen, M. Roitto и A.-L. Sippola); распределение различных групп беспозвоночных по типам лесных насаждений, высотным поясам и типам использования (A.-L. Sippola, J. Siitonen и R. Kallio, Л. Д. Рыбалов и Т. Л. Россолимо); влияние лесопользования в Лапландии на структуру разнообразия певчих птиц (J. Jokimäki, E. Huhta, J. Inkeröinen и P. Rahko); географическая структура разнообразия лососевых рыб Северо-Востока России (Г. П. Сидоров); разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника (стендовый доклад В. Ю. Нешатаевой и В. Ю. Нешатаева) и проблемы загрязнения его территории тяжелыми металлами (стендовый доклад В. Ш. Баркан, Е. Ф. Ковнацкого и М. С. Сметанникова); структурная типология лесов Лапландии (стендовый доклад R. Leppäniemi, V. Hallikainen, J. Puoskari и P. Sepponen). Особенно интере-

сен был доклад S. Hicks, посвященный реконструкции былого облика территорий и образа жизни коренного населения Лапландии по данным карпологического и пыльцевого анализа почв. Преимущественная ориентация исследований и докладов на лесные биоценозы обусловлена природными условиями скандинавских стран. Различным аспектам экологии тундры и лесотундры были посвящены доклады **H. Kotiranta** (микофлоре ксилотрофных *Aphyllophorales* на северном пределе лесов в Западносибирском секторе Арктики) и **B. Forbes** (взаимодействию между растительностью, животным миром и человеком в окрестностях эскимосских поселений), а также стендовые доклады многих российских участников (**О. В. Ребристой, О. В. Хитун, И. Б. Кучерова, Е. А. Патовой, Н. Г. Соломонова, С. В. Ларионова и Н. И. Гермогенова**).

Авторы пользуются случаем и благодарят сотрудников Арктического центра за прекрасную организацию Международного совещания, интересную, неординарную, актуальную программу и радушный прием. В ближайшее время должны быть опубликованы Труды совещания. Тезисы докладов уже опубликованы, экземпляр этого сборника передан в библиотеку Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

И. Б. Кучеров, О. В. Ребристая, О. В. Хитун

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 XII 1994

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1995. VOL. 80. N 5)

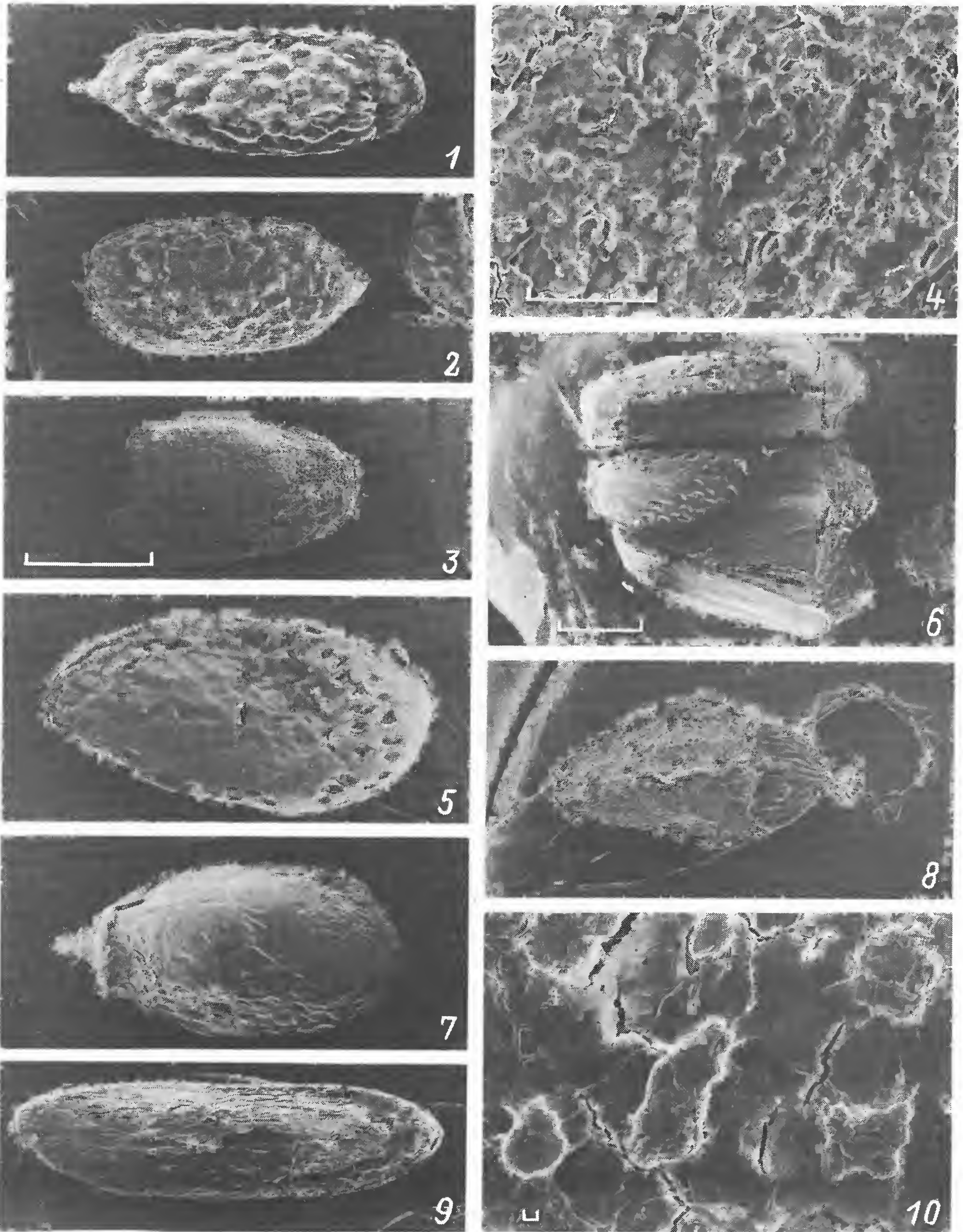


Таблица I. Внешний вид плода и морфология его поверхности у представителей сем. *Cecropiaceae* (СЭМ).

1 — *Cecropia schreberiana*; *2* — *C. pachystachya*; *3, 4* — *C. obtusifolia*; *5, 6* — *Coussapoa ovalifolia* (*6* — плоды в околоцветнике); *7* — *C. angustifolia*; *8* — *Poikilospermum amboinense* (плод в околоцветнике); *9* — *c. 3P. microstachys*; *10* — *Pourouma bicolor* subsp. *bicolor*. Масштабная линейка: *1—3, 5—9* — 1 мм; *4* — 100; 10 — 10 мкм.

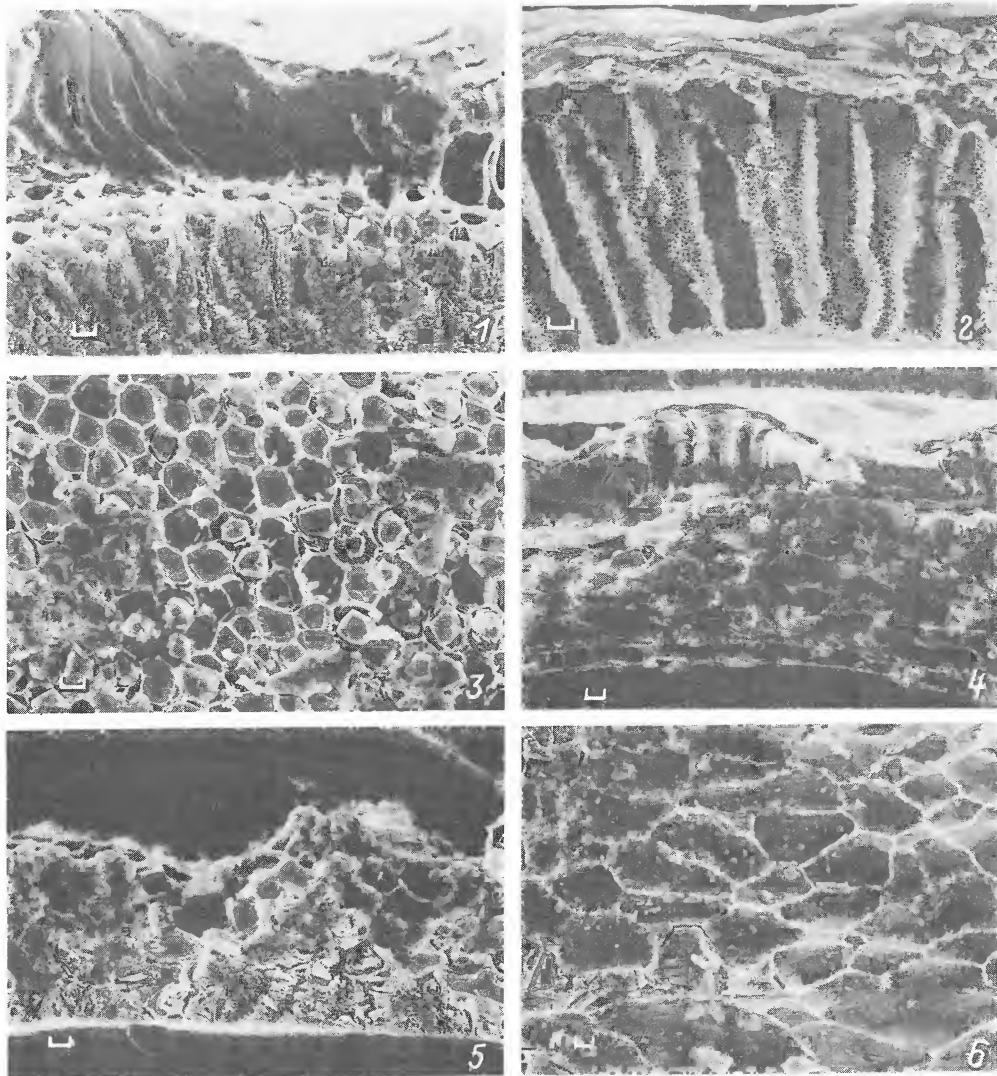


Таблица II. Структура перикарпия у представителей родов *Cecropia* и *Coussapoa* (СЭМ).

1 — *Cecropia schreberiana* (фрагмент поперечного среза); *2* — *C. membranacea* (фрагмент поперечного среза); *3* — *C. obtusilolia* (поверхность кристаллоносного слоя); *4* — *Coussapoa microcarpa* (фрагмент поперечного среза); *5* — *C. latifolia* (фрагмент поперечного среза); *6* — поверхность эндокарпия *Coussapoa asperifolia*. Масштабная линейка — 10 мкм.

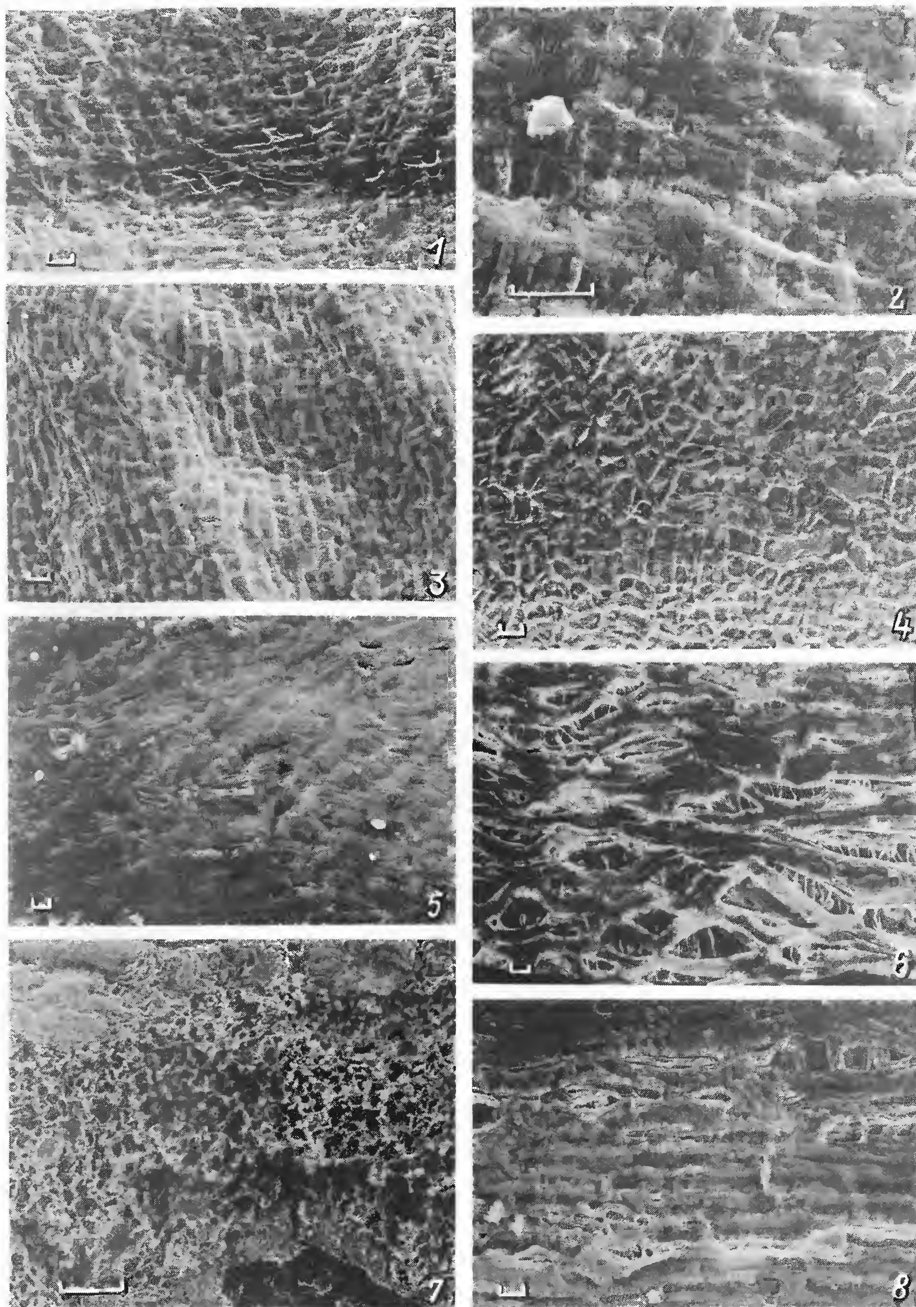


Таблица III. Морфология поверхности семенной кожуры у представителей сем. *Cecropiaceae* (СЭМ).

1 — *Cecropia schreberiana*; *2* — *C. peltata*; *3* — *Coussapoa latifolia*; *4* — *C. ovalifolia*; *5* — *C. asperifolia*; *6* — *Pourouma bicolor* subsp. *bicolor*; *7* — *Poikilospermum amboinense*; *8* — *P. microstachys* (основание семени). Масштабная линейка: *1*—*6*, *8* — 10; *7* — 100 мкм

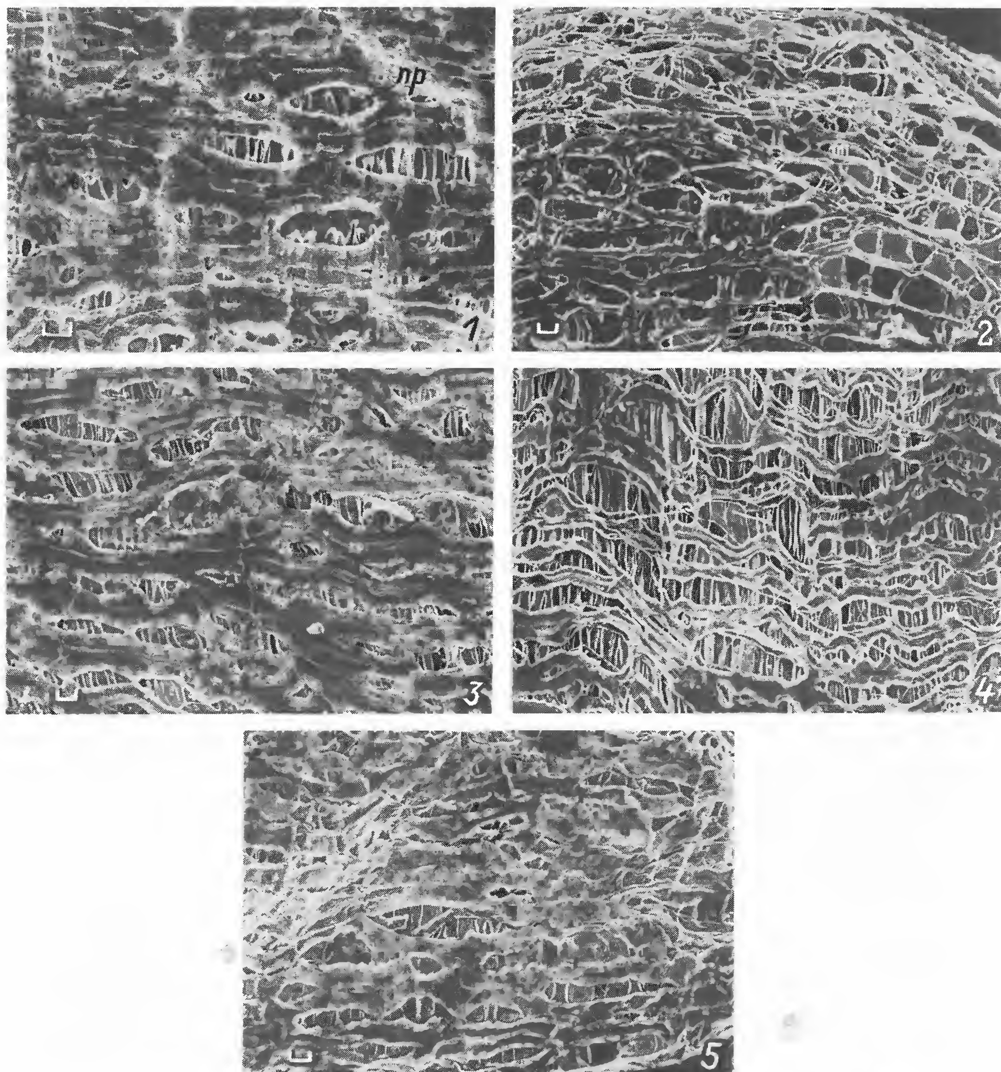


Таблица IV. Морфология поверхности семенной кожуры у представителей трибы *Urticeae* (*Urticaceae*) (СЭМ).

1 — *Urera kameroonensis*; *2* — *U. sandwicensis*; *3* — *Dendrocnide carriana*; *4* — *Laportea bulbifera*; *5* — *Urtica rupestris*. *пр* — перфорации. Масштабная линейка: *1*—*5* — 10 мкм.

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1995. Т. 80. № 5)

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 5. 1—112.